Normentafel zur Organogenese von Limnaea stagnalis *(Gastropoda, Pulmonata)* mit besonderer Berücksichtigung der Mitteldarmdrüse

---

INAUGURALDISSERTATION

zur

Erlangung der Würde eines Doktors der Philosophie

vorgelegt der

Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel

von

Rudolf CUMIN
aus Basel

GENÈVE
Imprimerie Kundig
1971

Normentafel zur Organogenese von Limnaea stagnalis *(Gastropoda, Pulmonata)* mit besonderer Berücksichtigung der Mitteldarmdrüse

---

INAUGURALDISSERTATION

zur

Erlangung der Würde eines Doktors der Philosophie

vorgelegt der

Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel

von

Rudolf CUMIN

aus Basel

GENÈVE
Imprimerie Kundig
1972

Genehmigt von der Philosophisch — Naturwissenschaftlichen Fakultät auf Antrag der Herren Professoren Dr. P. Fioroni und Dr. W. Stingelin

Basel, den 8. Juni 1971

Prof. Dr. H. P. Laubscher
Dekan

UNIV. LEIDEN BIBL.

Separatabdruck aus *Revue Suisse de Zoologie*
Tome 79, fascicule 2, 1972

CURRICULUM VITAE

Als Sohn des Rudolf Cumin und der Jrma geb. Cueny wurde ich, Rudolf Cumin, von Basel, am 23. Juli 1945 in Basel geboren. Nach der Primarschule besuchte ich in Basel das Mathematisch-Naturwissenschaftliche Gymnasium, wo ich 1964 die Maturitätsprüfung bestand. Anschliessend studierte ich an der Universität Basel Zoologie als Hauptfach, Chemie, Botanik und Bakteriologie-Virologie-Immunologie als Nebenfächer.

Vorlesungen und Kurse belegte ich bei den folgenden Herren Dozenten: H. Bloch, H. Erlenmeyer, A. Ernst, S. Fallab, P. Fioroni, M. Geiger-Huber, R. Geigy, P. Huber, H. Kunz, H. Löffler, H. Nüesch, A. Portmann, R. Schenkel, H. Seiler, D. Senn, E. Sorkin, W. Stingelin, Ch. Tamm, H. Zoller.

Die vorliegende Arbeit entstand unter der Leitung von Herrn PD. Dr. P. Fioroni an der Zoologischen Anstalt der Universität Basel.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546022_0101

Normentafel zur Organogenese von Limnaea stagnalis *(Gastropoda, Pulmonata)* mit besonderer Berücksichtigung der Mitteldarmdrüse

von

Rudolf CUMIN
aus Basel

Mit 23 Textabbildungen und 3 Tabellen

INHALTSÜBERSICHT

A. Einleitung 710

B. Material und Methoden 713

C. Biologische Beobachtungen 714

D. Normentafel

I. 2. Embryonaltag (E2) 716
II. 3. Embryonaltag (E3) 720
III. 4. Embryonaltag (E4) 723
IV. 5. Embryonaltag (E5) 727
V. 6. Embryonaltag (E6) 731
VI. 7. Embryonaltag (E7) 735
VII. 8. Embryonaltag (E8) 739
VIII. 9. Embryonaltag (E9) 743
IX. 10. Embryonaltag (E10) 745
X. 11. Embryonaltag (E11) 748

Tabellen 751

E. Zusammenhängende Darstellung der entodermalen Darmentwicklung mit besonderer Berücksichtigung der Histologie
1. Kurze Zusammenfassung der topographischen Entwicklung 753
2. Histologie 755

F. Diskussion
I. Organogenese von *Limnaea stagnalis* im Vergleich zu den übrigen Pulmonaten 761
II. Allgemeine embryologische Kriterien
1. Metamorphose 766
2. Kaenogenese 766
3. Mehrphasige Morphogenese 767
4. Gewebliche Transformation 767
5. Abbau 768

G. Zusammenfassung 768

Résumé 769

Summary 770

H. Literaturverzeichnis 770

J. Verzeichnis der Abkürzungen in den Abbildungen 774

A. EINLEITUNG

In diversen Pulmonatenarbeiten sind vorwiegend die Organverhältnisse bei späteren Embryonalstadien diskutiert worden (Rabl, 1875, (Süsswasserpulmonaten); Fol, 1880 (Land- und Wasserpulmonaten); Meisenheimer, 1899 *(Limax)*; Wierzejski, 1905 *(Physa)*; Carrick, 1938 *(Agriolimax)*; Ghose, 1962 *(Achatina)*; Weiss, 1968 *(Decoceras)*). Wierzejski und Fol haben zusätzlich die Frühembryonalentwicklung in ihre Untersuchungen miteinbezogen. Rabl's Arbeit stellt einen Parallelfall zur Arbeit Wierzejski's dar, denn beide Autoren haben versucht, die Herkunft einzelner Organe durch die Untersuchung früher Furchungsstadien zu ermitteln (Cell-Lineage). Das Hauptaugenmerk ist in beiden Arbeiten auf die Darmgenese gerichtet. Die bereits vorhandenen Studien über die spätere Embryonalphase bei *Limnaea stagnalis* vermitteln keine lückenlose Gesamtübersicht, weil in den meisten Fällen nur die Entwicklung eines einzelnen Organkomplexes erläutert wird. Die nachfolgende Übersicht berücksichtigt die wenigen diesbezüglichen Arbeiten:

Lereboullet (1862): Embryologie (auf Habitus beschränkt)
Eisig (1869): Entwicklung der Geschlechtsorgane
Klotz (1889): Anatomie des Geschlechtsapparates
Nourry (1899): Embryologie (auf Habitus beschränkt)

HOFFMANN (1932): Radulabildung
WINSOR-WINSOR (1932): Das Auftreten von Zwillingen im Ei
BLOCH (1938): Mitteldarmdrüsenentwicklung
FRASER (1946): Entwicklung der Geschlechtsorgane
KOPSCH (1949): Züchten
HORSTMANN (1958): Sauerstoffverbrauch und Trockengewicht der Embryonen
RÉGONDAUD (1964): Entstehung des Nervensystems und der Lungenhöhle, Torsion
VAN DER STEEN-VAN DER MOVEN-JAGER (1969): Aufzucht

Limnaea stagnalis ist hauptsächlich frühembryonal sehr genau untersucht worden, und auch entwicklungsphysiologisch stellt *Limnaea* die bestuntersuchte Pulmonatenart dar. Die nachfolgend zitierten Arbeiten veranschaulichen die Konzentration auf die Frühembryonalentwicklung sehr deutlich:

Bereits KARSCH (1846) schildert sehr eingehend die Oogenese und gruppiert die Organogenese in verschiedene Hauptphasen. WOLFSON (1880) beschreibt die Furchungsstadien, das Velum und die Urniere. Dazu schildert er die Bildung der Schale, die Entstehung des Nervensystems und die Mitteldarmentwicklung. RAVEN (1946*a*) behandelt bei *Limnaea* die Entwicklung der Eizelle bis zur ersten Furchung. Neben morphologischen Prozessen, die während dieser Periode ablaufen, werden die physikalischen Veränderungen und die wechselnde chemische Zusammensetzung der Eizelle analysiert.

RAVEN knüpft in seiner folgenden Arbeit (1946*b*) bei der ersten Furchung an und schliesst seine Untersuchungen beim Praeveliger-Stadium ab. Auf die Organentwicklung im Embryo geht Raven nicht ein, dafür werden chemische Veränderungen, die in der Entwicklung parallel ablaufen, aufgezeigt.

BRETSCHNEIDER's Arbeit (1948) gibt speziell Auskunft über die Bildung der Eimasse bei *Limnaea*. Sie erklärt auch die Anatomie des Geschlechtsapparates und die Funktion der Gallerthülle.

MINGANTI (1950) vermittelt die Ergebnisse seiner Untersuchungen über die Verteilung der Nucleinsäure und Phosphatase von der Eiablage bis zum Schlüpfmoment bei *Limnaea stagnalis*. Den transitorischen Organen werden dabei die definitiven Organe gegenübergestellt.

BRETSCHNEIDER und RAVEN (1951) schildern die strukturellen und topochemischen Veränderungen in der Eizelle von *Limnaea* während der Oogenese durch qualitative Methoden. Die gleichfalls durchgeführte quantitative Analyse gibt Auskunft über die Beziehung des vorhin genannten Differenzierungsvorgangs zum Wachstum der Eizelle.

JURA und GEORGE (1958) geben chemische Zusammensetzungen der Gallerthülle und der perivitellinen Flüssigkeit von *Limnaea*, *Succinea* und *Planorbis* an. Besonders hervorgehoben wird die Funktion der Gallerthülle.

ELBERS und BLUEMINK (1960) bestätigen RAVEN's Behauptung (1946*a*), dass vor der Gastrulation durch Pinocytose perivitelline Flüssigkeit an der Oberfläche der Blastomeren aufgenommen wird durch elektronenoptische Befunde. RAVEN

und VAN DER WAL (1964) haben den Aufbau des animalen Pols der Eizelle untersucht.

VERDONK's (1965) sehr ausführliche Arbeit gibt eine Beschreibung des Zellschicksals von der ersten Furchung bis zur späteren Embryonalperiode und deren Störung durch chemische Behandlung der Eier. Die Bildung der Kopfregion wird speziell berücksichtigt. UBBELS' Arbeit (1958) ist ganz auf den strukturellen Aufbau (Organellen) der sich entwickelnden Oozyte ausgerichtet.

UBBELS', BEZEM und RAVEN (1969) beschreiben den strukturellen Aufbau des Follikelepithels und versuchen die Abhängigkeit der Polarität und der Dorso-Ventralität des späteren Embryos von der subcorticalen Struktur der ungeteilten Eizelle bei *Limnaea peregra* nachzuweisen.

TIMMERMANS (1969) schildert die Bildung der Schale sehr ausführlich. Die vorliegende Arbeit soll in Ergänzung zur gutbekannten Frühentwicklung unter anderem die spätere Organogenese und die topographischen Veränderungen von *Limnaea stagnalis* schildern. Sie bildet damit eine verlässliche Grundlage, sowohl für weitere entwicklungsphysiologische Untersuchungen an dieser leicht züchtbaren Art, als auch für Kurse. Sie scheint uns auch von Bedeutung, als Avertebraten-Normentafeln noch sehr selten sind. Die Zielsetzung schliesst auch das präzise Erfassen der Darmgenese mit ein, denn in allen grösseren Pumonaten-Arbeiten wurde das Hauptaugenmerk auf die recht komplizierte Mitteldarmentwicklung gerichtet. Alle Autoren schildern einen aus dem Urdarm entstandenen sogenannten Eiklarsack, der das vom Stomodäum her einströmende Eiklar verdaut. Die einen haben in der späten Embryonalzeit den Zerfall des Eiklarsacks gesehen, die andern einen auf geweblicher Transformation basierenden Übergang in die Mitteldarmdrüse des Adulttiers. RABL, 1875, *(Planorbis)*, MEISENHEIMER, 1898, *(Limax)*, WIERZEJSKI, 1905, *(Physa)*, FOL, 1879/80, (Wasserpulmonaten) und WEISS 1968, *(Deroceras)* beschreiben einen Epithelialisierungsprozess des Eiklarsacks (Eiklarsäcke) zu adultem Leberepithel. BLOCH, 1938, *(Limnaea)*, GHOSE, 1962*b* *(Achatina)*, WOLFSON, 1880, *(Limnaea)*, LANKESTER, 1874, *(Limnaea)* und CARRICK, 1938, *(Agriolimax)* betonen dagegen die Resorption des Eiklarsacks (Eiklarsäcke) durch die unabhängig von ihm aus den beiden Magenöffnungen auswachsenden Mitteldarmdrüsenepithelien.

Die vorangegangene Gegenüberstellung fordert die klare Definition einzelner Begriffe:

1. Eiklar (bisher als Eiweiss, Albumin oder Deutolecith bezeichnet) ist die im perivitellinen Raum des Eis liegende, durch spezialisierte Oviduktdrüsen gebildete Nährflüssigkeit.
2. Eiklarzellen sind grosse, entodermale Vakuolenzellen, welche Eiklar aus dem Mitteldarmlumen aufnehmen. Sie bilden gemeinsam den sogenannten Eiklarsack.

3. Mitteldarmdrüsenepithelien sind aus bestehenden Magenöffnungen auswachsende Epithelien. Ihre Zellen enthalten primär kleine Eiklarvakuolen.
4. Der Enddarm stellt den durchwegs denselben Rohrquerschnitt aufweisenden entodermalen Darmabschnitt dar. Er erstreckt sich vom Magen bis zum Anus.
5. Mitteldarm wird der topographisch noch ungegliederte entoblastische Darmabschnitt genannt, der ursprünglich das Gastrallumen umschliesst und der sich später in den Magen und die zwei Säcke der Mitteldarmdrüse gliedert.

Einigen Studienfreunden danke ich für ihre Unterstützung. Peter Arni hat mir bei der Aufzucht der Schnecken geholfen. Elisabeth Banderet danke ich für viele technische Hinweise.

Herrn PD Dr. P. Fioroni gebührt für die Leitung der Arbeit mein grösster Dank.

B. MATERIAL UND METHODEN

Die in Weihern der Ziegelei Oberwil eingesammelten Limnaeen wurden in Glasaquarien ohne Wasserpflanzen gehalten. Die Reinigung und Sauerstoffversorgung des Wassers besorgte ein Glasfilter mit Watteeinsatz. Für die Aufzucht in einem Wärmeschrank mit der Normtemperatur 25° C mussten die Eier entsprechend der Methode von RAVEN (Utrecht) von der Gallerthülle befreit werden. Heiss ausgekochte Petrischalen, mit einem schmalen Agar-Agar-Band und destilliertem Wasser in seitlichen Agarlücken versehen, gewährten eine sterile Entwicklung der Eier. Durch tägliches Erneuern des destillierten Wassers liess sich eine Verpilzung der Eier verhindern.

Die Embryonen wurden vor der Fixierung in Wasser aus den Eiern herauspräpariert. Als Fixiermittel eigneten sich wässriger Bouin (Fixierdauer: 24 Stunden) und Sublimat-Eisessig nach Carrick (Fixierdauer: 5 Stunden) am besten. Beizufügen wäre, dass die Sublimat-Eisessig-Fixierung für Kopf-, Fuss- und Darmorgane ein einwandfreies histologisches Bild garantiert, während der Eiklarsack schlecht fixiert wird. Beim wässrigen Bouin verhält es sich gerade umgekehrt. Bis zum Praeveliger-Stadium (E3) reicht die Fixierung mit wässrigem Bouin aus. Für die darauffolgenden Stadien fixiert man am besten mit beiden Fixiermitteln.

Die Embryonen wurden über Isopropyl-Alkohol in Paraplast geführt. (Entwässerung bis Einbetten in Paraplast: Alk. 95% I, 15′ / Alk. 95% II, 15′ / Alk. 95% III, 15′ / Alk.abs. 15′ / IPP 3:1, 30′ / IPP 1:3, 30′ / Paraplast, 1 Stunde). Das Schneiden mit dem Schlittenmikrotom ergab vollständige Serien, wenn vor jedem Schnitt die Schnittfläche des eingespannten Blocks mit einem seifenwasserdurchtränkten Wattebausch betupft wurde. Die Schnittdicke betrug 5 μ und 7 μ.

An Färbemethoden wurden benützt: Saures Hämalaun (n. Mayer) mit Benzopurpurin als Gegenfärbung, Azan, Hämatoxylin-Eosin-Lichtgrün (Prenant) und die PAS-Methode (Mod. Anat. Basel). Für die Betäubung, sei es als Erleichterung der Lebendbeobachtungen, sei es vor dem Fixieren, hat sich MS 222 (Sandoz) als sehr nützlich erwiesen. (Konzentration: 0,5 gr. MS 222 in 20 ml Wasser).

Zur Herstellung der Zeichnungen wurde mit Hilfe des Mikroansatzes zum Leitz-Prado-Diaprojektor jeder Schnitt einer vollständigen Schnittserie (frontal) vergrössert

auf Kalkpapier übertragen. Diese bekannte Methode erlaubt eine recht genaue Rekonstruktion der topographischen Verhältnisse.

Die nachfolgende Normentafel erfasst die Stadien von der rotierenden Gastrula (E2) bis zur schlüpfreifen Schnecke (E11). Auf die schon von RAVEN (1946*a*, *b*) untersuchte frühembryonale Entwicklung wird nicht mehr eingegangen.

Die fortlaufenden Stadienbezeichnungen E2 bis E11 sind gleichbedeutend mit dem 2. Embryonaltag bis 11. Embryonaltag (= Schlüpftag), der bei Normtemperatur (25° C) aufgezogenen Embryonen. Die auf Grund von Rekonstruktionen herausgearbeiteten Darstellungen sollen eine plastische Vorstellung von den Lageverhältnissen der Organanlagen vermitteln. Es wird dazu, ausgenommen Stadium E5 und E7, die Einsicht von schräg rechts oben gewählt. In den Schnittbildern sind bewusst zur klaren topographischen Orientierung die Zellstrukturen durch Schraffierungen ersetzt worden.

C. BIOLOGISCHE BEOBACHTUNGEN

Die vorliegenden Untersuchungen erlauben, einige Ergänzungen zu den Angaben BLOCH's (1938) zu liefern.

1. DER LAICH VON LIMNAEA STAGNALIS

Eiablage: Im Frühjahr 1969 konnte mehrmals das Laichen verfolgt werden. Die Schnecken haften dabei mit Schleimfäden an der Aquarienwand und bringen ihr Gehäuse in Horizontalstellung. Daraufhin beginnen sie mit rhythmischen Pressbewegungen, wobei die Mundregion bis zum Fussende durchgebogen wird. Als Folge des Pressens erscheint die abgerundete Spitze der Gallerthülle. Mit zunehmender Länge der Gallerthülle schweben die von der Unterlage losgelösten Schnecken langsam nach oben. Für die Ablage eines 2,8 cm langen Laichs mit 34 Totaleiern werden 9 Minuten benötigt. Zur Freigabe der Gallerthülle ziehen sich die Schnecken in die Mantelhöhle zurück, führen verhältnismässig rasche Drehbewegungen mit dem Fuss durch, die einen Abschluss-Pfropfen entstehen lassen und treiben dann zur Wasseroberfläche. An der Aquarienwand haftend bleibt der schon von NEKRASSOW (1929) geschilderte, flache, gestreckte Laich von trübem Aussehen zurück. Das Aufquellen zur klaren Gallerte, das unter Wasseraufnahme geschieht, ist nach einer halben Stunde abgeschlossen.

Grösse der Gallerten und Totaleier: Die gemessene Länge der Laiche liegt zwischen 23 mm und 40 mm.

Die Totaleigrössen (Eizelle und perivitelline Flüssigkeit) die BLOCH (1938) angegeben hat, seien etwas präzisiert. Auf Grund unserer Ausmessungen gelten die BLOCH'schen Angaben 1,5 mm × 1 mm × 1 mm nur für mögliche Maximalgrössen von *Limnaea*-Totaleiern. Der Eizelldurchmesser 0,12 mm darf als Mittelwert akzeptiert werden. Als mittlerer Längenwert des Totaleis gelten die auch von NEKRASSOW bestimmten 1,3 mm. Das genaue Mittel aus 150 Totaleiern beträgt: 1,3 mm × 0,8 mm × 0,8 mm.

Anzahl der Totaleier: Im Laufe dieser Untersuchungen wurden 90 Laiche auf Petrischalen aufgezogen. Der kleinste enthielt 24, der grösste 134 Totaleier.

Die Totalverteilung auf die Laiche ergab folgende Aufstellung:

20— 40 Totaleier: 11 Laiche
40— 60 Totaleier: 26 Laiche
60— 70 Totaleier: 8 Laiche
70—100 Totaleier: 38 Laiche
100—140 Totaleier: 7 Laiche

Die Beobachtungen von Bloch, dass sich mit 2 Eizellen versehene Totaleier selten entwickeln, sind nicht bestätigt worden. Totaleier mit 2 Eizellen wurden, sorgfältig separiert von den übrigen Totaleiern, bis zum Schlüpfen beobachtet. Hinzuzufügen ist freilich, dass Zwillings-Embryonen bis zum 8. Embryonaltag genau gleich gedeihen wie Einzelembryonen. Nachher ist die Grössenzunahme etwas bescheidener und die Zwillinge schlüpfen kleiner (Schalenlänge 1,0 mm gegenüber 1,2 mm von Einzelembryonen).

Embryonalzeit: Die Hauptlaichperiode dauert nach Bloch von März bis Juli. Die Laichablage bis in den Herbst hinein bezeichnet sie als von der Witterung abhängig. Meine Schnecken legten bei einer Wassertemperatur von 22° C (± 1° C) während zwei Jahren regelmässig von März bis November Eier ab. Die Aussage von Künkel (1908), dass zusätzlich auch im Winter die Eiablage erfolgen soll, kann auf Grund der vorliegenden Beobachtungen nicht bestätigt werden. Die durchschnittliche Dauer der Embryonalperiode von der Eiablage bis zum Zeitpunkt, in dem die Tiere die Gallerthülle verlassen, wird von Rabl (1875) unter günstigen Verhältnissen mit drei bis vier Wochen angegeben. Bloch präzisiert auf drei Wochen. Die Ausführungen von Rabl stimmen bestimmt nicht, diejenigen von Bloch treffen eher zu. Die Embryonalzeit in der bereits oben aufgeführten Wassertemperatur 22° C (± 1° C) beträgt 13 (+ 2) Tage, diejenige bei der Normtemperatur 25° C präzis 11 Tage. Bis zum 6. Postembryonaltag bleiben die Jungschnecken entweder in der Gallerthülle, von der sie fressen, oder sie verschaffen sich bereits zwei Tage nach dem Schlüpfen Zutritt zum Wasser.

2. Schlüpfen und Nahrungsaufnahme

Zeitliche Variabilität des Schlüpfens: Rabl (1875), Bloch (1938) und Bretschneider-Raven (1951) haben in ihren Arbeiten erwähnt, dass nicht alle Schnecken einer Gallerte zur selben Zeit schlüpfreif sind. Bretschneider-Raven weisen auf das unterschiedliche Ablagealter der Totaleier im Laich hin. Die ältesten Totaleier liegen im Laichvorderende. Zurückgestaffelt bis zum Laichhinterende schliessen die jüngeren und jüngsten Totaleier an. Nach Bretschneider-Raven schlüpfen die Jungschnecken des Laichvorderendes zuerst, diejenigen des Laichhinterendes zuletzt. Diese Schlüpfsequenz kann nicht bestätigt werden.

Zum Verständnis wird das kuppenförmige Ende des geradliniegen Laichs als Vorderende bezeichnet. Demzufolge liegt der Pfropfen am Hinterende. Wie schon Nekrassow (1928) erwähnt hat, sind die Totaleier in mehreren Lagen im Laich gleichmässig verteilt. Zuerst schlüpfen die Schnecken der sich in der Laichmitte befindenden, peripher gelagerten Totaleier. Einen Tag später befreien sich die zentral darunter liegenden, nun schlüpfreifen Jungschnecken, sowie diejenigen des gesamten Vorderendes von der Eihülle. Zwei Tage später haben auch die Schnecken des Hinterendes ihre eiinkluse Entwicklung abgeschlossen. Eine Abhängigkeit des Schlüpfmoments vom Zeitpunkt der Eiablage (vgl. Bretschneider-Raven, 1954) kann damit nicht nachgewiesen werden.

Erste Nahrungsaufnahme: Die geschlüpften Schnecken ernähren sich zuerst von der Gallerte, die ihnen bis zu diesem Zeitpunkt Schutz vor dem Vertrocknen geboten hat. Um ins Wasser zu gelangen, fressen sie sich durch die Gallerte hindurch und kriechen zur Wasseroberfläche. Die BLOCH'sche Angabe, dass die den Laich verlassenden Tiere ihre Lungenhöhle zunächst mit Wasser füllen sollen, konnte nicht bestätigt werden. Die schlüpfenden Jungschnecken weisen ein voll ausgebildetes, verschliessbares Atemloch auf, sie öffnen dies erstmals an der Wasseroberfläche, um Luft aufzunehmen. Es ist nicht einzusehen, warum das Tier eine mit Wasser gefüllte Lungenhöhle an die Oberfläche mitschleppen soll. Erstens würde das Gewicht durch das beträchtliche Ausmass der Lungenhöhle vergrössert, und zweitens müsste vor dem Luftholen zusätzlich eine Wasserentleerung stattfinden.

Erste pflanzliche Nahrung: Nach dem Luftholen sehen sich die Jungschnecken sofort nach Nahrung um. Die Versuchstiere fressen trotz ihren noch beträchtlichen Eiklarreserven sofort vom angebotenen Salat und scheiden bereits am andern Tag grünlichen Kot aus.

3. Einfluss der Temperatur auf die Entwicklung im Ei

Normtemperatur: Die durch RAVEN (1946) ermittelte Normtemperatur 25° C entspricht der optimalen Temperatur. Man kann damit rechnen, dass von achtzig aufgezogenen Embryonen im Höchstfall deren fünf absterben. Zudem entwickeln sich die Embryonen gleichmässig und schlüpfen am gleichen Tag. BALDWIN (1935) gibt als günstigste Temperatur 28° C an. Wahrscheinlich spielen die örtlichen Bedingungen eine nicht unbedeutende Rolle. In Test-Petrischalen wurden die Temperaturen von 22° C bis 28° C einzeln überprüft, und folgende Ergebnisse ergaben sich:

Bei Temperaturen, die über oder unter 25° C liegen, stirbt ein Drittel der Embryonen am 4. Embryonaltag ab, die andern entwickeln sich ungleichmässig und schlüpfen auch nicht am selben Tag. Der grösste Prozentsatz der Embryonen die am 4. Embryonaltag sterben, erreichen normal das Praeveliger-Stadium (E3). Am darauffolgenden 4. Tag sind umfangreiche Missbildungen zu beobachten, indem entweder die prospektive Fussregion oder die Kopfblase eine unnatürliche Vergrösserung erfahren haben. Ein nicht weniger selten auftretender Fall ist das Zusammenschrumpfen des Eiklarsacks zu einem kleinen Klumpen. Höchst wahrscheinlich haben wir vom dritten zum vierten Embryonaltag eine kritische Entwicklungsphase vor uns, die selektiven Charakter aufweist.

D. NORMENTAFEL

I. 2. Embryonaltag (E2)

Habitus: Die kugelförmige späte Gastrula weist einen Durchmesser von 0,15 mm—0,2 mm auf. Sie rotiert in der perivitellinen Flüssigkeit rückwärts und vollführt in 1 Minute 45 Sekunden eine ganze Drehung. Das Stomodäum, das sich median vorn über der Aequatorialebene befindet, ist von aussen gut zu beobachten. Auch der Eiklarsack scheint als kompaktes Gebilde mit seinen lichtbrechenden Eiklarvakuolen durch.

Velum: Das Velum ist am Totalkeim noch nicht sichtbar, weil von der Scheitelplatte zur prospektiven, seitlich darunter verlaufenden Velumregion oberflächlich noch ein fliessender Uebergang besteht (Abb. 1). Im Schnitt hingegen sind deutlich sechs grosse Vakuolenzellen zu erkennen, die vom Stomodäum bis ans hintere Ende der Scheitelplattenunterkante aneinander gereiht sind. Ueber den hintersten zwei Vakuolenzellen liegen nochmals zwei, die durch ihre enorme Grösse auffallen. Dies sind die zwei Trochoblasten, die WIERZEJSKI (1905) für *Physa* und RAVEN (1946 und 1958) für *Limnaea* schon geschildert haben.

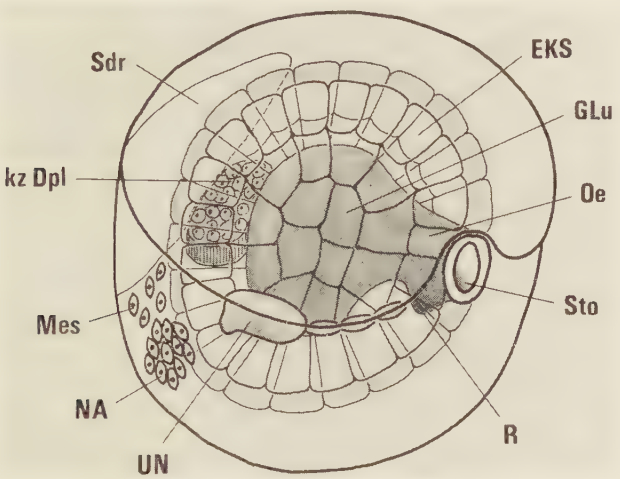

ABB. 1.
Embryonalstadium E2
(Durchmesser: 0,15—0,2 mm)

Sechs apikale transitorische Vakuolenzellen sind dorsal zwischen den Scheitelplatten bis vorn ans Stomodäum angelegt. Sie bilden eine Zweierkolonne, wobei die Zellen immer leicht gegeneinander verschoben sind. Von der vertikalen Hinterkante der Scheitelplatte bis zur Schalenanlage erstreckt sich der Vakuolenzellbereich der prospektiven Kopfblase.

Die horizontale Länge der Velumschicht beträgt 0,11 mm, die Breite und Tiefe je 0,2 mm. Die einzelnen Vakuolenzellen weisen basal einen rundlichen Riesenkern mit einem Durchmesser von 6μ auf, der einen Nukleolus, welcher ein Viertel des Kerndurchmessers ausmacht, und feine Chromatingrana enthält. Apikalwärts über dem Kern liegen zwei bis drei, vermutlich mit Eiklar (in Form feinster Tröpfchen) gefüllte Vakuolen. Die chemische Zusammensetzung des Vakuoleninhalts müsste noch genau untersucht werden, da mit den klassischen Färbemethoden Eiklar und Dotter gleich angefärbt werden.

Bewimperung: Die Apikalzone ist mit Cilien besetzt. Zusätzlich verläuft ein bewimperter zweireihiger Streifen vom Stomodäum als Vertikalstreifen nach unten.

Urniere: Von den vier paarig angelegten Zellen — zwei Exkretionszellen (= Haupt- oder Riesenzellen), eine Wimper- und eine Ausführzelle -- sind die Exkretionszellen in ihrer Entwicklung am weitesten vorangeschritten. Sie liegen auf Höhe der Velarzone und sind zwischen diese und den Eiklarsack eingeordnet (Abb. 2). Die ausführende Zelle zeigt noch keine Oeffnung nach aussen. Von den Exkretionszellen läuft ein Band zusammenhängender Mesodermzellen bis zu den angedeuteten Anheftungszellen an der cephalen Unterkante der Scheitelplatte. Die Exkretionszellen haben schon ein kurzes Stück Urnierenkanal ausgebildet. In der Wimperzelle ist noch kein Urnierenkanal vorhanden.

Die Länge der mit einem Riesenkern von 10 μ Durchmesser versehenen Exkretionszellen beträgt 25 μ. Wie bei *Physa* (Wierzejski, 1905) und *Planorbis* (Rabl, 1875) entsteht auch bei *Limnaea* die gesamte Urniere rein mesodermal. Im Stadium E2 findet sich ein durchgehender Mesodermstreifen, der hufeisenförmig von der linken Scheitelplatte dem Eiklarsack entlang nach hinten, unter der Schalendrüse durch, und wieder nach vorn zur rechten Scheitelplatte in Erscheinung tritt. Die Mesodermzellen unterscheiden sich von dem Ektodermzellen deutlich durch ihr spezifisches Färbeverhalten. Mit Benzopurpurin wird das Cytoplasma der rundlichen Ektodermzellen dunkelorange, dasjenige der längsovalen, grösseren Mesodermzellen hellgelb-orange tingiert.

Definitive Niere: Caudal rechts unter der Schalendrüse formieren sich mehrere Mesodermzellen des oben genannten hufeisenförmigen, mesodermalen Streifens zu einem kleinen Zellhaufen, der die Anlage der definitiven mesodermalen Niere bildet (vgl. pg 732, Abb. 1).

Darmorgane

Stomodäum: Vorn median über der Aequatorialebene befindet sich das offene Stomodäum, dessen Oeffnung nur von Vakuolenzellen umgeben ist. Die grosse Oeffnung bildet eine Ellipse mit vertikal verlaufender Hauptachse.

Radula: An der Ventralseite der sehr umfangreichen Mundhöhle ist eine feine Ausstülpung angedeutet.

Oesophag: Der cephal durch den Eiklarsak durchgebrochene Oesophag verbindet als kurzes dickwandiges Rohr das Stomodäum direkt mit dem Mitteldarmlumen (Abb. 1, 2). Der dorsale cilientragende Wulst ist bereits voll ausgebildet.

Mitteldarm: Am caudalen Ende des Mitteldarmlumens liegt senkrecht zur Medianen, dicht vor der Schalendrüse, die schon von Bloch (1938), Rabl (1875)

und WIERZEJSKI (1905) geschilderte kleinzellige entodermale Darmplatte (Abb. 2, 21*b*). Sie besteht aus prismatischen oder zylindrischen Zellen; an vereinzelten Stellen sind noch Dottereinschlüsse vorhanden. Polygonale Eiklarzellen von auffallender Grösse umschliessen beinahe das gesamte Mitteldarmlumen (Gastralhöhle, Abb. 2). Die Eiklarzellen bilden den Eiklarsack. Sie sind entodermal

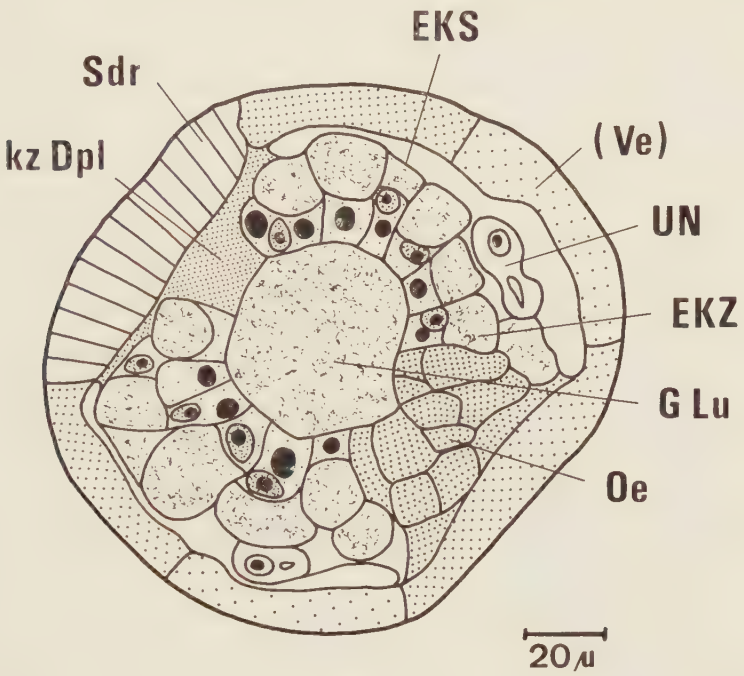

ABB. 2.

Frontalschnitt des Embryonalstadiums E2
(= späte Gastrula) in der Aequatorialebene.

entstanden, 35 µ hoch und 15 µ breit, und weisen basal eine Eiklarvakuole auf, die drei Viertel des ganzen Zellvolumens ausfüllt. Daran angeschmiegt ist der rundliche bis ovale Riesenkern. Das apikal gelegene Cytoplasma enthält eine bis drei grössere Eiklarvakuolen.

Schale: Die Schalendrüse ist als caudale Ektodermverdickung angelegt, die tief ins Körperinnere ragt und an die kleinzellige Darmplatte stösst. Letztere soll nach RAVEN (1958) auf die Schalendrüse induzierend wirken. Die rundlichen Schalendrüsenzellen besitzen zahlreiche Dottereinschlüsse. Ein Schalenhäutchen ist noch nicht abgeschieden.

II. 3. Embryonaltag (E3)

Habitus: Der 0,2 mm breite, 0,25 mm lange und 0,25 mm hohe Praeveliger rotiert weitaus schneller als die späte Gastrula (E2) und benötigt für eine ganze Umdrehung nur noch 5 Sekunden. Beidseitig leicht nach vorn verlagert hebt sich das Velum deutlich vom Embryo ab. Eine ventrale Querrinne in der Körpermitte lässt die Differenzierung in Fuss und Pallioviscеralkomplex erkennen. Caudal, von der Medianen leicht nach links verlagert, glänzt das oval-sichelförmige Schalenhäutchen. Der durchschimmernde Eiklarsack ist wie beim Stadium E2 gut sichtbar.

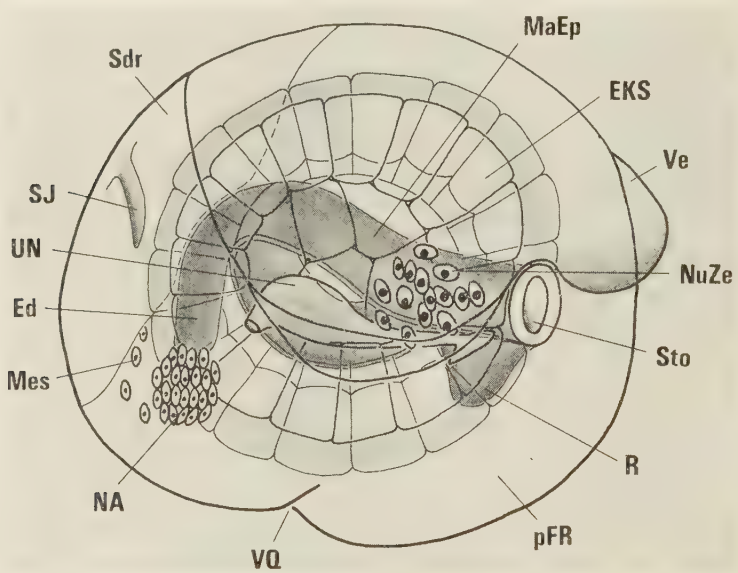

Abb. 3.
Embryonalstadium E3
(Breite: 0,2 mm/Länge: 0,25 mm/Höhe: 0,25 mm)

Velum: Das Velum setzt bei den Apikalzellen über dem Stomodäum an und verläuft seitlich entlang der Scheitelplatte, um dann leicht nach caudal ansteigend in die Vakuolenzellen der Kopfblase auszulaufen. Die beidseitig ausgebildeten, griffähnlichen Wülste sind praktisch bei keinem Praeveliger gleich gross (Abb. 4). Die horizontale Länge hat nur gering zugenommen und beträgt 0,14 mm. Die Velumtiefe (=Zellhöhe) erreicht 0,3 mm.

Die in Stadium E2 beschriebenen Riesenkerne liegen nicht mehr einheitlich basal angeordnet, sondern zwischen den stark angeschwollenen Vakuolen ver-

streut. Die nun ellipsoiden Kerne sind 10 μ lang und 7 μ breit. Das Karyoplasma weist feine Granula auf. An die Basalmembran der cephal gelegenen Velarzellen stösst ein einschichtiges, umgefaltetes ektodermales Epithel, das durch proliferierende Scheitelplattenzellen gebildet wurde. In den folgenden Stadien wird das ganze Velum fortlaufend durch dieses Epithel von cephal nach caudal unterwandert, und die Velarzellen werden sukzessive von cephal nach caudal resobiert. Schliesslich verwächst das Epithel caudal mit dem Ektoderm.

Bewimperung: Wie beim Stadium E2 sind die Apikalzone und der Vertikalstreifen mit Cilien versehen. Zusätzlich kann man am Velum und an der Unterfläche der sich vorwölbenden Fussregion neu entstandene Wimpern beobachten. Die Zunahme der Bewimperung erklärt auch die grössere Rotationsgeschwindigkeit gegenüber dem Vortag.

Urniere: Die Urniere ist voll ausgebildet und funktionsfähig. Die mesodermale ausführende Zelle hat das Ektoderm direkt unter dem Velumende durchbrochen und zeigt eine Öffnung zur perivitellinen Flüssigkeit (Abb. 3). Die Öffnung selbst ist nur von der durchgestossenen ausführenden Zelle umgeben. Die Wimperzelle hat sich von der cephalen Unterkante der Scheitelplatte entfernt. Durch proliferierende Scheitelplattenzellen (Cerebralganglien-Anlage) ist nämlich dort ein kompakter Zellhaufen entstanden, der den Ösophag im Mundhöhlenbereich berührt. Mit diesem Zellkomplex ist die Wimperzelle durch die Haftzelle verbunden. Entscheidende Lageveränderungen sind nicht aufzuführen; einzig der Riesenkern hat eine leichte Horizontalverschiebung bis auf die Höhe des Velumendes vollzogen.

Definitive Niere: Die Anlage der definitiven Niere besteht nach wie vor aus einem lumenlosen Mesodermhaufen, der an Grösse etwas zugenommen hat und caudal unten rechts vom Enddarm liegt (Abb. 3).

Nuchalzellen: Die Nuchalzellen (Länge 7,5 μ, Breite 5,0 μ) sind in zwei Gruppen links und rechts über den beiden langgestreckten Urnieren-Vorderästen neu anzutreffen (Abb. 3). Eine Gruppe setzt sich durchschnittlich aus 15 Zellen zusammen. Die Nuchalzellen sind, wie dies Wierzejski (1905), Bloch (1938) und Ghose (1963) schon unterstrichen haben, mesodermalen Ursprungs. In Form und Färbeverhalten ist eine deutliche Übereinstimmung mit den Mesodermzellen festzustellen, doch sind die Nuchalzellen geringfügig grösser als die Mesodermzellen. Diese Tatsache lässt sich durch die sehr schnell einsetzende Vakuolenbildung erklären. Würden die Nuchalzellen, wie Fol (1879/80) und v. Erlanger (1891) vermutet haben, aus proliferierenden Ektodermzellen der Scheitelplatte entstehen, so müssten diese innerhalb eines Tages das Volumen verdoppeln, um nur schon die sich an der Radula anlagernden Mesodermzellen an Grösse einzuholen. Es wäre noch hinzuzufügen, dass die oben erwähnten, bei der Cerebralganglien-

Bildung proliferierenden Zellen rundlich und viel kleiner als die nicht zu Nuchalzellen ausdifferenzierten Mesodermzellen sind.

Ganglien: Auf Mundhöhlenhöhe hat an der Ventralseite der beiden Scheitelplatten eine rege Proliferation von Ektodermzellen eingesetzt. Vereinzelte Zellen liegen schon dicht beisammen, womit der Aufbau der Cerebralganglien in vollem Gange ist.

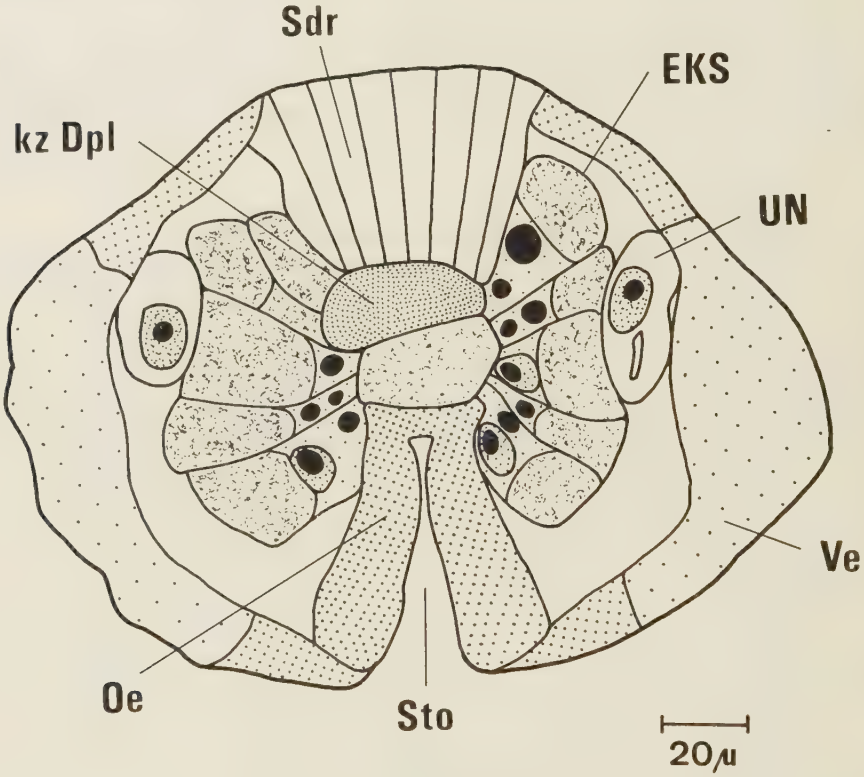

Abb. 4.
Frontalschnitt des Embryonalstadiums E3 (= Praeveliger) in der Aequatorialebene.

Darmorgane

Stomodäum: Lage, Form und Grösse des Stomodäums sind unverändert.

Radula: An der Ventralseite der grossen Mundhöhle ist die kontinuierlich auswachsende Radulatasche gut sichtbar (Abb. 3). Daran angelagerte Mesodermzellen, aus denen die komplexe Radulamuskulatur entsteht, bilden einen haubenartigen Abschluss gegen das Körperinnere.

Oesophag: Wie beim Stadium E2 besteht er aus einem dickwandigen, kurzen Rohr mit dem cilientragenden Längswulst.

Mitteldarm: Die kleinzellige Darmplatte verdient jetzt besondere Aufmerksamkeit, denn innerhalb eines Tages ist von ihr aus nach rechts dorsal medial und links ventral medial je ein Epithelstreifen unter den Eiklarzellen durch- und um das Mitteldarmlumen ausgewachsen (Abb. 21*b*) und hat sich mit dem Oesophag vereinigt. Diese beiden Wandungen lassen schon frühzeitig eine klare Gliederung in das Zylinderepithel und den darüberliegenden Muskelmagen erkennen (Abb. 21*c-f*).

Eiklarsack: Ein direkter Kontakt vom rundlichen Eiklarsack zum Mitteldarmlumen besteht nur noch an den nicht unterwachsenen zwei Längsöffnungen (Abb. 3, 4). Die Eiklarzellen haben stark an Grösse zugenommen, denn die Höhe beträgt jetzt bereits 46 μ und die Breite 25 μ. Die Vakuolen im apikalen Cytoplasma sind gewaltig angeschwollen und verdrängen dieses an die Zellwand. Die grossen Zellkerne lagern immer noch mehrheitlich apikal an der den ganzen Basalteil ausfüllenden Riesenvakuole. Bereits sind jedoch vereinzelte Kerne zwischen den Riesenvakuolen und seltener solche in basaler Lage zu beobachten.

Enddarm: Auch der Enddarm entsteht aus der kleinzelligen Darmplatte Nach ventral proliferierte Zellen formen ein kurzes Rohr, das vertikal in der Medianebene nach ventral vorstösst (Abb. 3) und an die erstmals sichtbaren Analzellen des Ektoderms anstösst. Im Darminnern erstreckt sich ein langes Lumen von der kleinzelligen Darmplatte bis zum ventralen Ende.

Schale: Der ganze Schalendrüsenkomplex ist von der Medianen leicht nach links verschoben. Vom Stadium E2 zum Stadium E3 hat eine Invagination stattgefunden, die eine leichte Biegung nach rechts beschreibt (Abb. 3). Die längliche Einsenkungsrinne wird vom ovalen, frisch entstandenen Schalenhäutchen überdeckt.

III. 4. Embryonaltag (E4)

Habitus: Der Embryo hat eine beachtliche Streckung erfahren und ist bereits 0,6 mm lang. Höhe und Breite betragen je 0,3 mm. Von den 0,6 mm Länge nimmt die Schale caudal links 0,2 mm für sich in Anspruch. Die Rotationsgeschwindigkeit in der perivitellinen Flüssigkeit hat nur wenig abgenommen. Für eine ganze Drehung werden jetzt 10 Sekunden benötigt. Das Velum ist nicht mehr so gut sichtbar. Am meisten fallen die stark wachsende Schale mit dem abschliessenden Mantelwulst und die Fussregion auf. Der nun langgestreckte Eiklarsack schimmert durch.

Velum: Der Abbau des Velums setzt ein. Die direkt vom Stomodäum links und rechts befindlichen Vakuolenzellen sind bereits von dem am Velum basal anliegenden kleinzelligen Epithel resorbiert worden (vgl. E3). Somit besteht

beidseitig des Stomodäums ein ektodermaler Übergang zum Velum, das nun horizontal nur noch 0,1 mm lang ist und auch in der Tiefe einen Rückgang auf 20 μ zu verzeichnen hat. Direkt über dem Velumvorderende kann man deutlich eine kleine Einsenkung der seitlichen Scheitelplattenrandzone erkennen, die mit der Bildung der Cerebralganglien zusammenhängt (Cerebraltuben). Das Unterwachsen des Velums von der Scheitelplatte her ist noch in vollem Gang. Die Vakuolenzellen der Velarzellen sind nun leer. Die kleiner gewordenen Kerne, die fast immer apikal liegen, sind wieder rund. Ihr Durchmesser beträgt 6 μ.

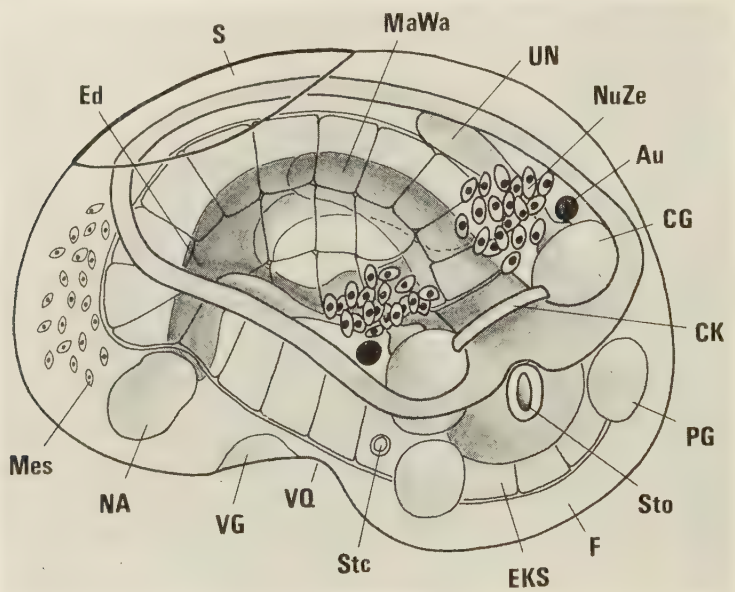

Abb. 5.
Embryonalstadium E4
(Breite: 0,3 mm/Länge: 0,6 mm/Höhe: 0,3 mm)

Bewimperung: Velum, Apikalzone, Vertikalstreifen und Fussunterfläche sind noch immer mit Cilien besetzt.

Urniere: Haftzellen verbinden die bewimperten Endzellen mit den von den Scheitelplatten proliferierten Cerebralganglienzellhaufen. Der Riesenkern der Exkretionszelle (Durchmesser: 15 μ) ist durch die starke Streckung der mittleren Zelle ganz ans Hinterende des Velums geschoben worden (Abb. 6). Der Riesenkern liegt auf Velumhöhe.

Definitive Niere: Die definitive Niere liegt als grosser, ellipsoider lumenloser Zellhaufen caudal rechts ventral zwischen dem Enddarm und dem Ektoderm (Abb. 6).

Nuchalzellen: Die Nuchalzellen (Länge 8 μ, Breite 6 μ) zeigen in diesem Stadium die stärkste Teilungsaktivität der ganzen Embryonalperiode. Jede der zwei Gruppen verdoppelt ihren Bestand von 15 (E3) auf 30 Zellen. Die Vermutung WIERZEJSKI's (1905) *(Physa)*, dass sich die Nuchalzellen im Zeitpunkt des Atrophierens der Urniere am stärksten vermehren würden, trifft nicht zu.

In den Nuchalzellen ist in Kernnähe eine mit Benzopurpurin dunkelorange angefärbte, noch kleine Vakuole nachweisbar.

Ganglien: Die Entwicklung der paarig, unabhängig voneinander entstehenden Cerbralganglien ist so weit vorangeschritten, dass die von den Scheitelplatten proliferierenden Zellen zwei kugelförmige Komplexe bilden, die ganz cephal dem Schlundkopf anliegen (Abb. 5). Über den Oesophag zieht die erstmals auftretende feine Cerebralkommissur und verbindet die beiden entsprechenden Ganglien miteinander (Abb. 5). Die Cerebralkommissur entsteht nicht durch ein Auseinanderweichen der zwei Cerebralganglien, sondern durch speziell umgewandelte Ektodermzellen. Das schon beim Velum erwähnte Einwachsen der seitlichen Scheitelplattenrandzone über dem Velumvorderrand setzt ein. Für die Bildung der Pedalganglien lösen sich von der Ventralseite des Fusses sukzessive medial links und rechts Zellen vom Ektoderm ab. Die je paarigen Pleural- und Parietalganglien entstehen ebenfalls durch sich ablösende Ektodermzellen direkt hinter dem Velumende, wobei zwischen den proliferierenden Zellen dieser zwei Ganglienanlagen auf der rechten Körperseite ein weitaus grösserer Abstand besteht als auf der linken. Der Fuss und der Palliovisceralkomplex werden ventral durch die vor der Körpermitte gelegene Querrinne getrennt. Hinter dieser Querrinne entsteht das Visceralganglion durch proliferierende, ventrale Ektodermzellen des Palliovisceralkomplexes (Abb. 5).

Sinnesorgane: Vom Stadium E3 zum Stadium E4 hat eine zweite Einstülpung der Scheitelplatte hinter und etwas über derjenigen der Cerebraltuben stattgefunden. Die so gebildeten Augen erscheinen jetzt auf den Schnittbildern als einschichtige Bläschen hinter den Cerebralganglienkomplexen (Abb. 5). Die Statozysten, durch ektodermale Einsenkung seitlich unter dem Velum entstanden, bilden einschichtige geschlossene Bläschen und sind topographisch von den proliferierenden Pedalganglienzellen getrennt.

Lungenhöhle: Caudal rechts, dicht vor der Anlage der definitiven Niere, tritt die Anlage der Lungenhöhle als starke Ektodermverdickung neu in Erscheinung. Es sei betont, dass die Lungenhöhle und die Mantelhöhle unabhängig voneinander entstehen.

Darmorgane

Stomodäum: Lagemässig sind zu E3 keine Unterschiede festzustellen. Die Öffnung hat eine geringe Verkleinerung erfahren.

Radula: Die Verbindung zur Mundhöhle ist durch dichtes Zusammenlagern der basalen Radulaepithelien verschlossen. Das Radula-Lumen ist von einschichtigem Ektoderm umgeben.

Oesophag: Bei diesem Stadium ist der Oesophag zum letzten Mal als kurzes dickwandiges Rohr vorhanden. Die dorsalen Cilien besorgen nach wie vor den Nährstofftransport in den Mitteldarm.

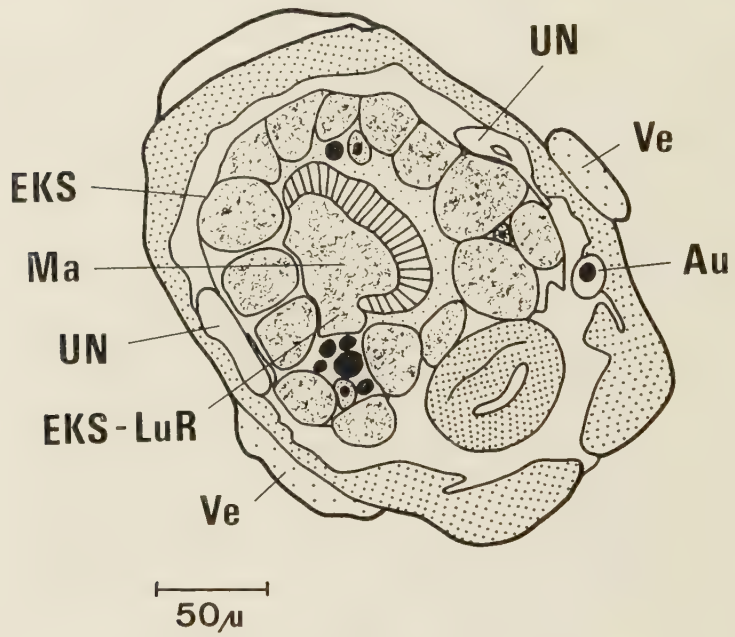

Abb. 6.
Frontalschnitt des Embryonalstadiums E4 auf Augenhöhe.

Magen: Infolge des starken Auswachsens der beiden Magenepithelien, links nach ventral und rechts nach dorsal, und die einsetzende Torsion um die Körperachse nach links, besteht nur noch je eine grössere Öffnung, dorsal rechts und ventral links, als direkte Verbindung des median gelegenen Mitteldarmlumens zu den Eiklarzellen (Abb. 5, 6).

Eiklarsack: Wie der Embryo hat auch der Eiklarsack eine Streckung durchgemacht. Ventral ist er bis zur Radula ausgedehnt und umfasst diese spatelförmig von unten. Dorsal stösst er mit der vorderen Querkante bis auf Augenhöhe über den Oesophag vor (Abb. 5). Die ständig anwachsenden basalen Eiklarvakuolen messen in der Höhe 50 µ. Die Kerne der Eiklarzellen sind unter, zwischen und über diesen anzutreffen. Sie verschieben sich offensichtlich von apikal langsam nach basal. Neu bei diesem Stadium sind die zwei Eiklarsacklumina, welche

Eiklar, das vom Mitteldarm her die beiden Öffnungen passiert, einschliessen. Infolge dieser Lumenbildung können nun alle Eiklarzellen Eiklar aufnehmen. Diese Möglichkeit war bei Stadium E3 nur den direkt über den beiden Magenöffnungen befindlichen Eiklarzellen gegeben.

Enddarm: Die einsetzende Torsion hat eine leichte Verschiebung des distalen Enddarmendes nach rechts medial bewirkt. Eine direkte Verbindung vom Mitteldarmlumen zum langgezogenen Enddarmlumen besteht noch nicht. Die Entodermzellen zwischen dem Mitteldarm- und Enddarmlumen weichen vom Mitteldarmlumen her sehr langsam auseinander. Das distale Enddarmende stösst an die zwei ektodermalen Analzellen.

Schale: Die einsetzende Torsion hat die nun schon recht ansehnliche Schale caudal stark nach links verschoben (Abb. 5, 6). Die sprunghafte Vergrösserung der Schalenfläche von E3 zu E4 basiert auf der Streckung (= Evagination) der anfänglichen Invagination des Stadiums E3. Die Schalendrüsenzellen sind jetzt direkt hinter dem die Schale nach vorn abschliessenden Mantelwulst anzutreffen. Die bereits gebildete Schale liegt dem noch sehr dicken Ektoderm hinter dem Drüsenzellgürtel auf.

IV. 5. Embryonaltag (E5)

Habitus: Der Embryo hat weiter an Länge zugenommen und misst jetzt 0,7 mm. Seine Höhe beträgt 0,4 mm, die Breite 0,3 mm. Die Rotationsgeschwindigkeit (15 Sekunden pro Rückwärtsdrehung) hat weiter abgenommen. Erstmals sind Fussbewegungen sichtbar, die meist in der Medianen oder seitlich ausgeführt werden. Die rötlichen Augen schimmern durch. Das caudal rechts medial unter der Schale liegende Herz schlägt unregelmässig und setzt zeitweise aus. Auf der rechten Körperseite, nur wenig weiter vorn, liegt die offene Lungenhöhle. Der längliche Eiklarsack schimmert wie bei E4 durch.

Velum: Der kleinzellige Epidermisbezirk vom Oesophag zum Velum ist grösser geworden (Abb. 8). Das Velum selbst hat eine Verschiebung nach caudal dorsal erfahren, wodurch die immer noch riesigen zwei Endzellen auf die Höhe der neu aufgetretenen Tentakel zu liegen kommen (Abb. 7). Die Scheitelplatteneinsenkung liegt jetzt mitten über dem Velumstreifen unter den auswachsenden Tentakeln. Die Länge des feinen Velumbandes beträgt 0,1 mm, die Schichttiefe 20 μ. Die Velarzellen weisen wie beim Stadium E4 leere Vakuolen und basal liegende verkleinerte Kerne auf. Bis auf einen kleinen caudalen Abschnitt ist das Velum deutlich durch unterliegendes Ektoderm gegen das Körperinnere abgeschlossen. Dieser Abschnitt zeigt eine noch nicht unterwachsene, freie Basalmembran.

Bewimperung: Wie beim Stadium E4 sind Velum, Apikalzone, Vertikalstreifen und Fussunterfläche mit Cilien besetzt.

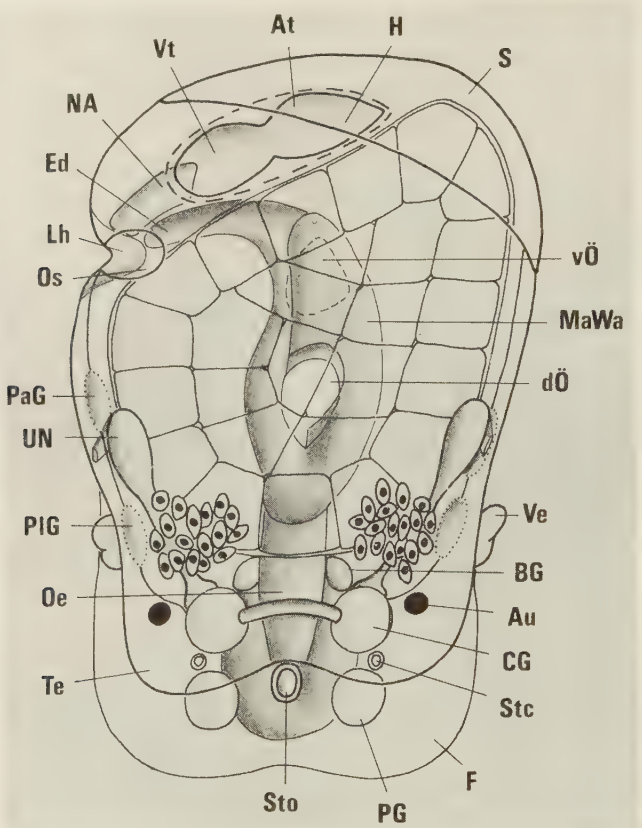

Abb. 7.
Embryonalstadium E5
(Breite: 0,3 mm/Länge: 0,7 mm/Höhe: 0,4 mm)

Urniere · Die Urniere ist noch immer voll intakt. Von der Seite gesehen liegt der Riesenkern der hinteren Knickstelle nicht mehr auf Velum- sondern auf Augenhöhe. Die Ausfuhröffnung hat sich vom caudalen Unterrand des Velums hinter dessen riesige Endzelle verlagert. Die bewimperten Endzellen sind durch Haftzellen an die Cerebralganglien befestigt. Der Durchmesser des Riesenkerns der Exkretionszellen beträgt unverändert 20 μ.

Definitive Niere: Rechts caudal verläuft die definitive, noch lumenlose Niere als langgestreckter Zellkomplex vom Ektoderm dem Enddarm entlang bis zum Herz.

Nuchalzellen: Die sich ständig vergrössernden Nuchalzellen (Länge 10 μ, Breite 7 μ) sind in den schon erwähnten zwei Gruppen links und rechts über der mittleren Urnierenzelle anzutreffen. Die beim Stadium E4 nachgewiesene starke Teilungsaktivität ist eingestellt worden. Beide Gruppen umfassen insgesamt ca. 60 Nuchalzellen.

Herz, Perikard: Das mesodermale Herz lagert ganz caudal über dem Darm mit einer cephalen rechten Abweichung seiner Längsachse gegen die Mediane von nahezu 45° (Abb. 8). Das Atrium (caudal) und der Ventrikel (cephal) sind gleich gross. Die Wandung des Herzschlauches besteht aus einschichtigem Mesoderm. Das Septum zeichnet sich durch eine besonders starke Zellkonzentration aus. Das Perikard ist erst im Aufbau begriffen, indem sich Mesodermzellen aneinanderlegen. Für den Aufbau ist der caudale linke Anteil des ehemals hufeisenförmigen Mesodermgürtels verantwortlich (vgl. p. 718). Beim regelmässigen Schlagen des Herzens können pro Minute 44-48 Schläge gezählt werden.

Ganglien: Die durch Proliferation entstandenen Cerebralganglienknoten liegen links und rechts vom Oesophag und stehen durch die über ihnen verlaufende Cerebralkommissur miteinander in Verbindung. Die seitliche Einsenkung der Scheitelplatten (Cerebraltuben) schreitet weiter voran. Die sich von der Ventralseite des Fusses ablösenden Pedalganglienzellen sind zu zwei Kugeln zusammengeschlossen. Die zwei Pedalganglien stehen in diesem Stadium erstmals durch die Pedalkommissur miteinander in Verbindung, sind aber nocht nicht vom vetralen Ektoderm getrennt. Die Pedalkommissur entsteht durch speziell umgewandelte Ektodermzellen. Die Buccalganglien treten am Schlundkopf neu auf (Abb. 7). Sie werden durch proliferierende Zellen des Schlundkopfes gebildet. Eine Loslösung der Pleural-, Parietal- und Pedalganglien vom Ektoderm ist noch nicht zu beobachten. Der Abstand zwischen Pleural- und Parietalganglien ist rechts grösser als links (Abb. 7). Das Visceralganglion steht, wie alle Ganglien, auch noch mit dem Ektoderm in Verbindung.

Sinnesorgane: Die Augen, mit den rötlich durchschimmernden Pigmentzellen der Retina, werden ihre Position an der Basis der auswachsenden Tentakel laufend verändern (Abb. 7). Die Bildung der Linse hat noch nicht eingesetzt. Das Osphradium ist als Ektodermverdickung über der einwachsenden Lungenhöhle angelegt. Das Epithel wird sich in der Folge über der Lungenhöhle zu einem Blindsack einsenken, der sich noch vertiefen und gabeln wird. Dieser Blindsack wird vom Osphradialganglion umfasst, das gleich grosse Ganglienzellen wie die andern Ganglien enthält. Die Statozysten liegen direkt hinter den Pedalganglien, werden aber erst bei E6 eingebettet.

Lungenhöhle: Caudal rechts, vor der definitiven Niere, hat sich das beim Stadium E4 verdickte Ektoderm senkrecht gegen die Mediane zur Lungenhöhle eingesenkt (Abb. 7).

Darmorgane

Stomodäum: Die Vertikalverlagerung der verkleinerten Mundöffnung ist in vollem Gang. Als Folge davon wird der zweireihige Vertikalstreifen erheblich verkürzt.

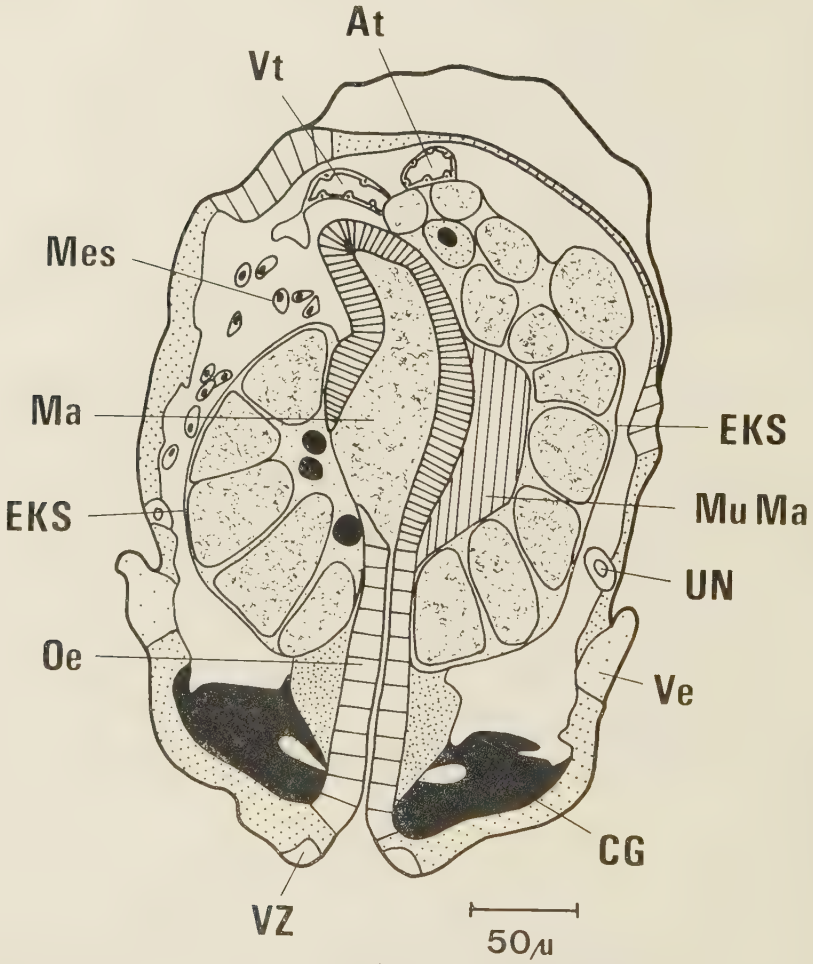

Abb. 8.
Frontalschnitt des Embryonalstadiums E5 auf der Höhe der Cerebralganglien.

Radula, Kiefer: Die Radulatasche hat an Umfang zugenommen und in ihrem Lumen sieht man das Odontoblastenpolster (Zahnplatte). Ein Zugang zur Mundhöhle existiert noch nicht. Der Kiefer, der die Grenze zwischen Mundhöhle und Pharynx bildet, ist als feine Lamelle angedeutet.

Oesophag: Das Längenwachstum des Oesophages setzt ein. Als median verlaufendes, dünnes Rohr führt er vom Mund zum Magen.

Magen: Der Magen ist median stark verlängert; bis auf die verkleinerten zwei Öffnungen dorsal cephal und median ventral caudal ist sein ganzes Lumen umwachsen (Abb. 7, 8). Am meisten fällt die sehr stark verdickte Muskelschicht auf.

Eiklarsack: Der langgezogene Eiklarsack stösst cephal ventral und dorsal nur noch an den Schlundkopf an und umfasst ihn, entgegen den Verhältnissen von E4, nicht mehr.

Die riesigen Eiklarvakuolen messen in der Höhe 61 μ. Apikale kleinere Vakuolen sind nur noch selten, denn die meisten haben ihren Inhalt schon an die Riesenvakuolen abgegeben. Die meisten Eiklarzellkerne liegen jetzt basal. Zwischen den Eiklarvakuolen oder apikal an diesen liegende Kerne sind stark in ihrer Längsrichtung ausgezogen.

Enddarm: Das Auseinanderweichen der Mitteldarmzellen gegen den Enddarm hin ist weiter fortgeschritten. Der Durchbruch zu diesem steht unmittelbar bevor. Die ständig fortschreitende Torsion hat das distale Enddarmende ganz auf die rechte Körperseite gedreht. Er beschreibt einen kleinen Bogen nach caudal und endigt neben dem einwachsenden Ektoderm der Lungenhöhle bei den Analzellen (Abb. 7).

Tentakel und Mundlappen: Die Tentakel, die als stumpfe Fortsätze der Scheitelplatten entstehen, wachsen aus (Abb. 7). Die Mundlappen stehen bei den durch kleinzelliges Epithel ersetzten Velarzonen direkt links und rechts vom Stomodäum ab.

Schale: Die Schale überdeckt vorwiegend den linken Caudalteil des Embryos. Die Länge auf der linken Körperseite, wo die Schale am weitesten nach cephal reicht, durchmisst 0,3 mm. Die Höhe beträgt 0,4 mm und die Breite 0,3 mm.

V. 6. Embryonaltag (E6)

Habitus: Der Embryo ist 0,6 mm hoch, 0.3 mm breit und 0,8 mm lang. Das seit der späten Gastrula (E2) andauernde Rotieren ist unregelmässig, denn als Folge der nun erreichten Körpergrösse ist ein Anstossen an die Eihülle von Zeit zu Zeit unvermeidlich. Gelingen zwischendurch freie Rückwärtsdrehungen, so werden für 360° etwa 50 Sekunden benötigt. Gut sichtbar von aussen sind die kleinen Tentakel und die darunter befindlichen Mundlappen. Der Velumrest leuchtet gelblich am Hinterende der Tentakel, und die Fuss-Sohle verläuft erstmals horizontal. Mitten auf der rechten Körperseite sieht man durch die grosse, offene Lungenhöhlenöffnung hindurch das Herz schlagen. Die Schale überzieht die ganze hintere Körperhälfte. Der nach aussen durchschimmernde Eiklarsack ist zweigeteilt. Auch die Cerebral- und die Pedalganglien fallen graugetönt hinter dem Tentakel- und Fussepithel auf. Die Augen schimmern wie bei E5 rötlich durch die Tentakel.

Velum: Das grössenmässig unveränderte Velum ist weiter nach caudal verschoben worden. Die Scheitelplatteneinsenkung (Cerebraltuben) liegt jetzt direkt vor den zwei riesigen Vakuolenzellen des Velums. Die Kerne in den Velarzellen sind grösstenteils degeneriert. Grosse leere Vakuolen machen den Hauptanteil des Zellinhaltes aus.

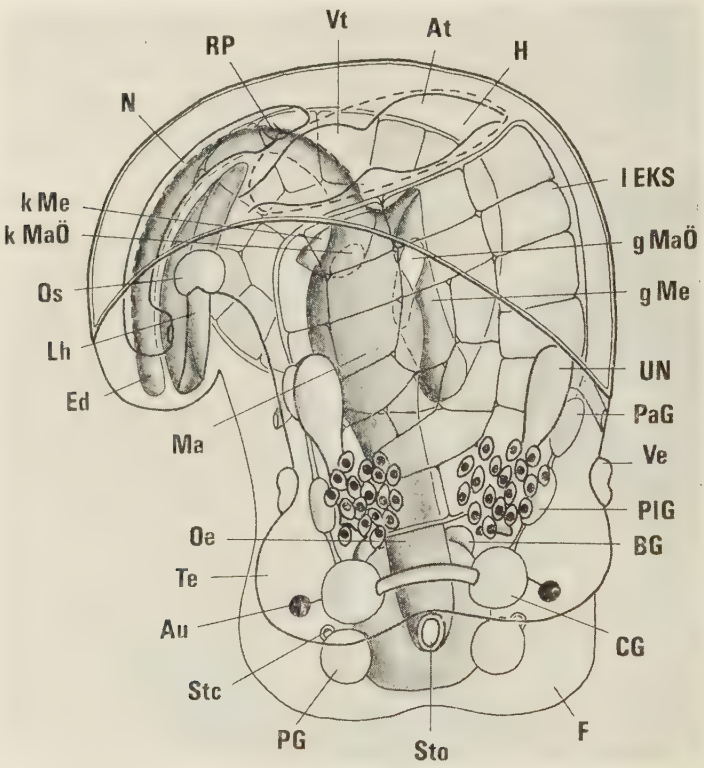

Abb. 9.
Embryonalstadium E6
(Breite: 0,3 mm/Länge: 0,8 mm/Höhe: 0,6 mm)

Bewimperung: Der Velumrest, die stark verkleinerte Apikalzone, der verkürzte Vertikalstreifen und die ganze Fussfläche sind mit Wimpern versehen.

Urniere: Die bewimperte Endzelle der Urniere liegt vom Cerebralganglienkomplex entfernt frei unter der Kopfblase in den Nuchalzellen. Die Ausfuhröffnung ist noch intakt und der Urnierenkanal im Bereich des Riesenkerns auf das Doppelte verbreitert.

Definitive Niere: Die Niere durchbricht in diesem Stadium die Lungenhöhlenwandung, wobei der ausführende Porus aber vom Ektoderm gestellt wird.

Die definitive Niere muss deshalb als ektomesodermales Gebilde bezeichnet werden. Der Reno-Perikardial-Gang schliesst an das Perikard an (Abb. 9); dessen Aufbau durch Mesodermzellen ist noch nicht abgeschlossen. Im Innern des Reno-Perikardial-Ganges beobachtet man lange Wimpern.

Nuchalzellen: Die 60 Nuchalzellen (Länge 12 μ, Breite 8 μ) liegen unverändert in zwei Haufen gruppiert um die nun abgelöste bewimperte Endzelle der Urniere herum (Abb. 9). Das Zellvolumen und die Vakuolengrösse haben weiter zugenommen.

Herz, Perikard: Das Herz befindet sich an derselben Stelle wie beim Stadium E5. Das Atrium (caudal) ist einschichtig, der Ventrikel (cephal) hingegen mehrschichtig. Das Herz schlägt noch sehr unregelmässig und setzt gelegentlich aus. Der Aufbau des Perikards durch Mesodermzellen ist noch nicht abgeschlossen.

Ganglien: Die aus proliferierenden Scheitelplattenzellen entstandenen Cerebralganglienknoten haften am Ektoderm. Die eingestülpten Scheitelplattenteile (Cerebraltuben) lösen sich allmählich vom Ektoderm ab und sind schon stark an die primär gebildeten Ganglienknoten seitlich angepresst. Die Pedalganglien sind vom ventralen Ektoderm des Fusses detachiert und befinden sich jetzt seitlich ventral am Schlundkopf senkrecht unter den Cerebralganglien. Hinten, direkt am Schlundkopf in der Aequatorialebene, wachsen die Buccalganglien medial links und rechts aus. Erstmals stehen sie durch die Buccalkommissur, die unter dem Oesophag durchgeht, miteinander in Verbindung. Die Buccalganglien entstehen wie alle anderen Ganglien unabhängig voneinander. Die Kommissur wird ebenfalls durch speziell umgewandelte, sich vom Schlundkopf detachierende Ektodermzellen gebildet. Die Pleural- und Parietalganglien stehen nicht mehr mit dem Ektoderm in Verbindung. Sie sind neu durch ektodermal unabhängig gebildete Konnektive verbunden, wobei das rechte bedeutend länger als das linke ist. Dasselbe gilt für die Cerebro-Pleuralkonnektive. Ein gleichfalls neu gebildetes Konnektiv führt vom rechten, grösseren Parietalganglion zum Osphradialganglion. Das Visceralganglion steht durch Konnektive mit den beiden Parietalganglien in Verbindung und befindet sich median im Mesenchym.

Sinnesorgane: Die über den Cerebralganglien angelegten Augen sind von seitlich nach schräg vorn gewandert. Die Pigmentzellen der Retina und die Zellen der Zona pellucida interna geben rötliches Sekret (Färbung bei lebender Schnecke) in den Augenbecher ab. Auf diese Weise entsteht die Linse. Bei der über der Lungenhöhlenöffnung liegenden Ektodermverdickung des Osphradiums (vgl. p. 729) senkt sich das Epithel zu einem Blindsack ein. Die Ektodermverdickung, die diesen Blindsack umfasst, bildet das Osphradialganglion, welches bereits durch ein Konnektiv mit dem rechten Parietalganglion in Verbindung steht

(vgl. p. 733). Die Statozysten sind hinten oben in die Pedalganglien eigebettet, werden aber von den Cerebralganglien innerviert.

Lungenhöhle: Die Lungenhöhle wächst in einem Bogen nach links caudal gegen die Mediane zu (Abb. 9). Durch ihre räumliche Ausdehnung drängt sie den Enddarm und die darüberliegende Niere gegen das Integument der rechten Körperseite. Nach aussen ist die Lungenhöhle noch weit geöffnet.

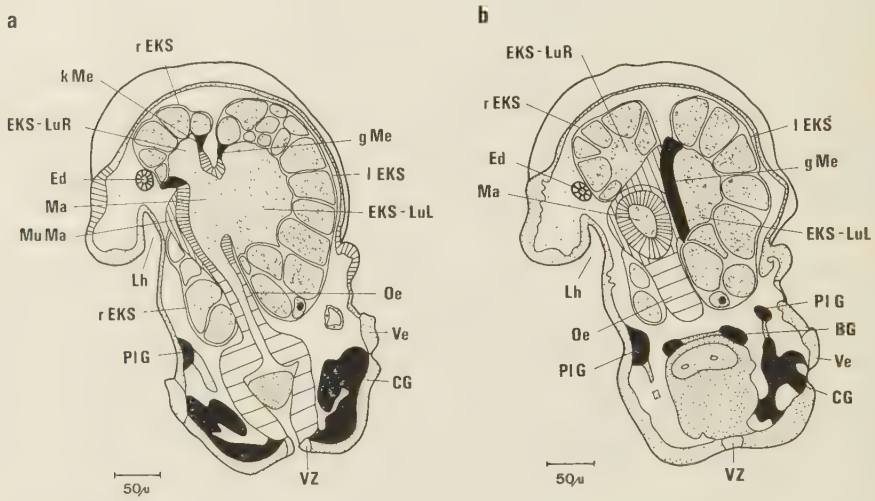

Abb. 10.

a. Frontalschnitt des Embryonalstadiums E6 auf der Höhe der Cerebralganglien und des kleinflächigen Mitteldarmdrüsenepithels (kMe) des rechten Eiklarsacks.
b. Frontalschnitt des Embryonalstadiums E6 durch den ventralen Teil des Magens.

Darmorgane

Stomodäum: Die Ventralverlagerung ist noch nicht beendet.

Radula, Kiefer: In der von der Mundhöhle weiterhin abgeschlossenen Radula setzt die Zahnbildung ein. Die Radulatasche wächst fortlaufend in die Länge und biegt ventral nach hinten um. Die Ausbildung des Kiefers geht kontinuierlich voran.

Oesophag: Der dorsal bewimperte Oesophag verläuft vom Stomodäum leicht nach rechts gebogen zum Magen.

Magen, Mitteldarmdrüse: Die beiden Magenöffnungen liegen jetzt sehr nahe beisammen und zwar eine grössere links seitlich und eine kleinere median caudal unter dem Enddarmabgang (Abb. 9, 10). Von der linken Öffnung des Magens her ist ein grossflächiges Epithel zwischen den Eiklarzellen und dem im linken Eiklarsacklumen befindlichen Eiklar nach links ventral nicht ganz bis zum Schalenepithel ausgewachsen (=Lumenüberwachsung) (Abb. 9, 10*b*). Bei diesem Auswachsungs-

prozess wurden keine Eiklarzellen zerstört. Dieses Epithel stösst lediglich an angrenzende Eiklarzellen an. Am Auswachsen aus dem Magen ist nur das Zylinderepithel beteiligt. An der medianen caudalen Öffnung ist ein kleinflächiges Epithel entstanden. Es hat damit begonnen, das ihm zugeordnete rechte Eiklarsacklumen zu überdecken (Abb. 9, 10*a*). Der Eiklarsack wird durch diese beiden Mitteldarmdrüsenepithelien in zwei Säcke getrennt.

Enddarm: Der Magen und der Enddarm stehen jetzt miteinander in Verbindung. Der Enddarm verlässt den Magen über der kleineren Öffnung, beschreibt einen einfachen Bogen unter dem Herzen, aber über dem rechten Eiklarsack, und biegt unter der Niere durch nach cephal, um aussen, entlang der Lungenhöhle bis zu den Analzellen auszulaufen (Abb. 9). Ein Durchbruch nach aussen hat noch nicht stattgefunden.

Eiklarsäcke: Die zwei ungleichen Eiklarsäcke gliedern sich in einen den linken und dorsalen Körperanteil ausfüllenden grösseren und einen rechts ventral sich befindlichen kleineren Sack. Die Eiklarvakuolen sind in der Höhe auf 70 µ angewachsen. Die Zellkerne liegen vorwiegend basal.

Tentakel und Mundlappen: Die Tentakel stehen deutlich vom Kopf ab. Die Mundlappen wachsen cephal links und rechts vom Stomodäum nach ventral aus.

Schale: Die Schale erstreckt sich über die ganze hintere Hälfte des Embryos (Abb. 9). Ihre Länge beträgt 0,4 mm. Die Höhe misst 0,6 mm und die Breite 0,3 mm.

VI. 7. Embryonaltag (E7)

Habitus: Der Embryo ist 0,9 mm lang und zum Kriechen auf der Innenseite der Eihülle befähigt. Lässt er sich in dem noch nicht aufgenommenen Rest der perivitellinen Flüssigkeit treiben, so setzt sofort wieder ein langsames Rotieren rückwärts ein. Starke Erschütterungen können dazu führen, dass kleinere Fusskontraktionen ausgeführt werden. Ein Zurückziehen in die Schale ist noch nicht möglich. Cephal fallen die ansehnlichen Tentakel und die Mundlappen auf. Die Augen schimmern schwarz durch. Am auslaufenden hinteren Tentakelrand kann man die zwei verbliebenen grossen Vakuolenzellen des Velums beobachten. Am rechten Schalenrand gewährt die Lungenhöhlenöffnung noch immer einen Einblick ins Körperinnere. Auf der linken Seite schlägt horizontal unter der Schalenkuppe das Herz.

Velum: Das Velum besteht nur noch aus den caudalsten Vakuolenzellen, die bis zum Stadium E8 resorbiert sein werden.

Bewimperung: Auch auf die Bewimperung muss bei den folgenden Stadien nicht mehr eingegangen werden. Cilien sind noch auf der ehemaligen Apikal-

region, die zu kleinzelligem Epithel ausdifferenziert worden ist, an den Mundlappen, auf dem Vertikalstreifen und an der Fussunterfläche anzutreffen. Beim nachfolgenden Stadium sind sie abgebaut; die Kopf- und Fussregion weisen nur noch kleinzelliges Epithel auf.

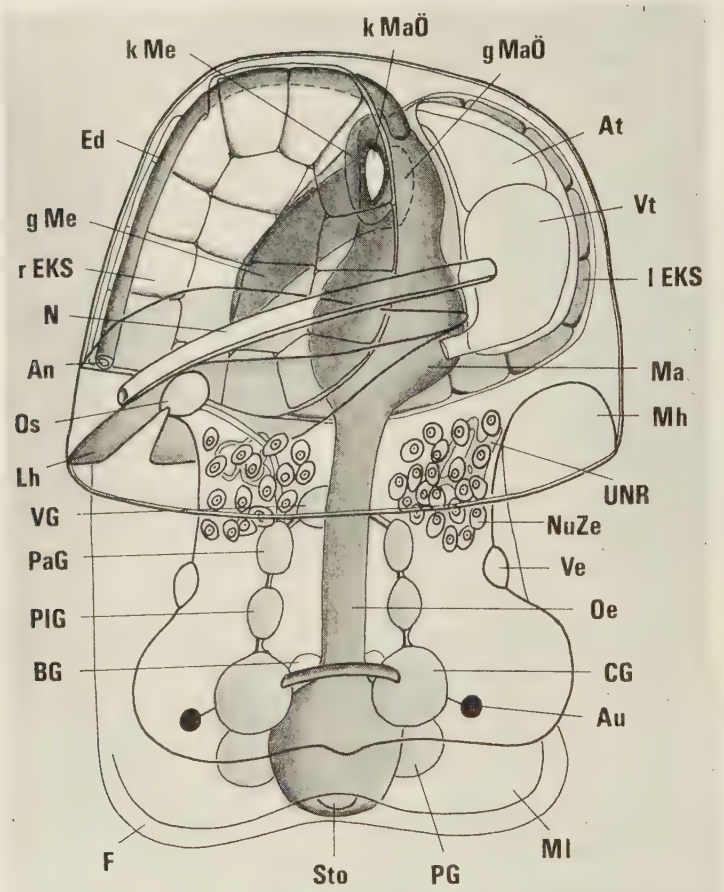

Abb. 11.
Embryonalstadium E7
(Breite: 0,4 mm/Länge: 0,9 mm/Höhe: 0,6 mm)

Urniere: Die Urniere hat sich bis auf einen kleinen Abschnitt um den Riesenkern vollständig aufgelöst. Dieses Reststück liegt frei in der Nackenregion, umlagert von Nuchalzellen. Die ausführende Öffnung ist verschwunden.

Niere: Die Niere verläuft bogenförmig vom ausführenden Porus rechts vorn an der Lungenhöhle über diese nach links bis zum Perikard.

Nuchalzellen: Die zwei Nuchalzellgruppen (Zellänge 15 μ, Zellbreite 14 μ) sind dicht gedrängt seitlich links und rechts an der Unterkante der Kopfblase anzutreffen. Das Epithel der Kopfblase scheint an diesen Stellen besonders schwach zu sein, denn vereinzelte Nuchalzellen treten dort aus. Bloch (1938) ist der Meinung, dass alle Nuchalzellen die Kopfblase verlassen. Diese Feststellung trifft nicht zu. Im Stadium E8 besteht dann die ganze Kopfblasenregion durchgehend aus einem kleinzelligen Epithel.

Herz und Perikard: Das Herz liegt links beinahe horizontal direkt unter der Schale. Der dickwandige Ventrikel ist grösser als das dahinterliegende Atrium. Der ganze Herzschlauch wird jetzt vom voll ausgebildeten Perikard umschlossen. Pro Minute können 56-60 Herzschläge gezählt werden, doch ist ein zeitweiliges Aussetzen auch bei diesem Stadium noch möglich.

Ganglien: Die wichtigsten Vorgänge, die den Ganglienring angehen, haben schon beim Stadium E6 ihren Abschluss gefunden. Die Cerebralganglien sind vom Ektoderm losgelöst. Die bisher rechtsseitigen verlängerten Konnektive zwischen Cerebral-, Pleural- und Parietalganglien haben sich auf die Länge der linksseitigen verkürzt. Diese Konnektivverkürzung ist auf die Torsion zurückzuführen, welche die rechtsseitigen Ganglien einander näher bringt. Somit erscheint der Ganglienring im Frontalschnitt nur bilateralsymmetrisch.

Sinnesorgane: Die topographisch unveränderten Augen liegen schräg seitlich cephal über den Cerebralganglien. Die Pigmentzellen der Retina enthalten schwarzes Pigment. Die rötliche, runde Linse ist mit feinen Fasern an der Zona pellucida interna befestigt. Das Osphradium weist einen nach aussen offenen, kleinen Blindsack auf. Es liegt über der Lungenhöhlenöffnung und vor dem Nierenporus.

Lungenhöhle: Die stets noch offene, grosslumige, mit Eiklar gefüllte Lungenhöhle erstreckt sich vom rechten Schalenrand senkrecht zur Medianen bis links hinüber zum Herzen, wo sie in Form einer Spitze endigt (Abb. 11).

Darmorgane

Stomodäum: Das Stomodäum hat seine definitive Lage erreicht und liegt jetzt zum erstenmal verdeckt über der vorderen Fusskante unter dem Mundlappen (Abb. 11).

Radula, Kiefer: Die basalen Radulaepithelien sind auseinander gewichen. Vom Radulaapparat zur Mundhöhle besteht jetzt eine direkte Verbindung. Auf der chitinösen Reiboberfläche können in einer sagittalen Reihe bereits 26 Zähnchen ausgezählt werden. Der Kiefer ist voll ausgebildet.

Speicheldrüsen: Die Speicheldrüsen entstehen als linke und rechte Ausstülpungen des Buccalteils der Mundhöhle.

Magen und Mitteldarmdrüse: Einleitend sei festgestellt, dass mit Beginn dieses Stadiums sämtliche Organe des Pallioviscerakomplexes, also auch das Herz, von der Torsion betroffen werden. Die Hinterregion des Magens dreht um dessen Längsachse nach links. Die beim Stadium E6 linke grössere Oeffnung kommt nach ventral, die hintere kleinere nach rechts seitlich dorsal zu liegen. Das grossflächige Mitteldarmdrüsenepithel fällt von der unteren Oeffnung gegen die Mediane nach rechts ventral ab (Abb. 11, 12*b*). Links, an das grosse Mittel-

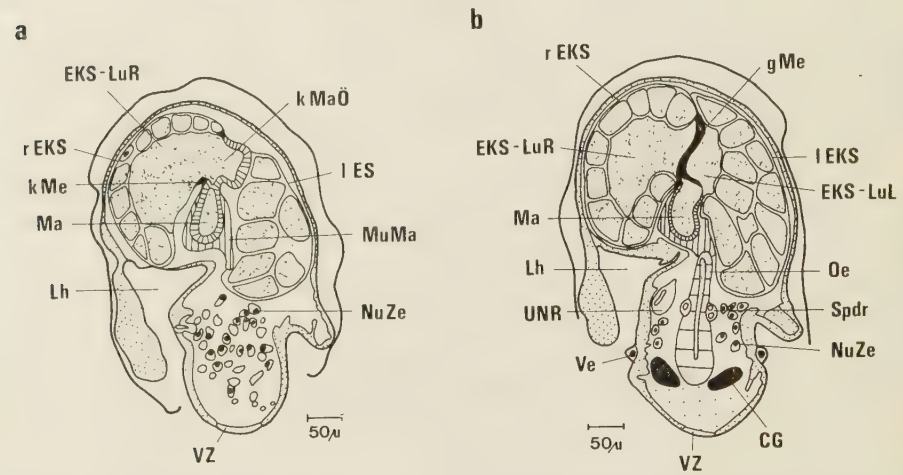

Abb. 12.

a. Frontalschnitt des Embryonalstadiums E7 auf der Höhe der kleinen Magenöffnung.
b. Frontalschnitt des Embryonalstadiums E7 durch den ventralen Teil des Magens.

darmdrüsenepithel gepresst, folgt das von ihm teilweise überdeckte Lumen des grösseren Eiklarsacks (Abb. 12*b*), der jetzt unter Herz und Magen anzutreffen ist. Von der kleineren, rechts seitlich oben befindlichen Oeffnung wächst das kleinflächige Mitteldarmdrüsenepithel nur langsam aus (Abb. 12*a*). Der kleinere Eiklarsack füllt die ganze rechte Körperseite übe rdem grossen Mitteldarmdrüsenepithel aus (Abb. 11, 12*b*).

Eiklarsäcke: Auf der linken Körperseite, unter Herz und Magen, liegt der linke grosse Eiklarsack. Ihm zugeordnet sind die ventrale grosse Magenöffnung und das langgestreckte grossflächige Mitteldarmdrüsenepithel. Auf der rechten Körperseite, leicht erhöht, ist der rechte kleinere Eiklarsack anzutreffen. Ihm zugeordnet sind die rechte kleinere Oeffnung und das nur langsam daraus auswachsende kleinflächige Mitteldarmdrüsenepithel (vgl. auch pg. 746-749). Die einzelnen Eiklarzellen weisen unverändert eine Höhe von 70 µ auf, sie wachsen aber in die Breite. Die Zellkerne beginnen langsam eine längliche Form anzunehmen.

Enddarm: Der Enddarm verlässt den Magen caudal dorsal und beschreibt hinter dem rechten Eiklarsack einen Bogen. Auf der rechten Schalenseite fällt er gegen die Lungenhöhle ab (Abb. 11). Der Durchbruch am Lungenhöhlenrand ist durch das Auseinanderweichen der jetzt mit dem Enddarm verwachsenen Analzellen zustande gekommen. An der Ausfuhröffnung des Enddarms ist damit ein geringfügiger ektodermaler Anteil beteiligt.

Tentakel und Mundlappen: Die Tentakel und die Mundlappen sind bei den folgenden Stadien nicht mehr speziell erwähnt, denn bis zum Schlüpfmoment nehmen sie nur noch geringfügig an Grösse zu.

Schale, Mantelhöhle: Die Schale überzieht nahezu den gesamten Palliovisceralkomplex des Embryos. Sie ist 0,7 mm lang, 0,6 mm hoch und 0,5 mm breit. Zusätzlich ist durch Einrollung (Zellvermehrung) des Ektoderms am Schalenrand die noch recht kleine Mantelhöhle entstanden. Es sei nochmals betont, dass die Mantelhöhle völlig unabhängig von der Lungenhöhle entsteht.

Geschlechtsapparat: Die Oviduktanlage ist erstmals zu beobachten. Ihr caudales Ende liegt dorsal über dem Visceralganglion. Von dort aus verläuft sie als lumenloser Mesodermstrang cephalwärts nach rechts ventral zum Fuss. Penis und Zwitterdrüse sind noch nicht vorhanden.

VII. 8. Embryonaltag (E8)

Habitus: Die Schale ist jetzt so gross, dass sich die Embryonen in sie zurückziehen können. Eine Rotation in der perivitellinen Flüssigkeit ist nicht mehr festzustellen. Alle Embryonen kriechen auf der Innenseite der Eihülle. Am meisten fallen die entstehende erste kleine Windung der Schale (Volution), der stark verlängerte Fuss, sowie die einsetzende Pigmentierung der Nackenregion, der Tentakel und der Mundlappen auf. Durch die durchsichtige Schale glänzen die Urnierenüberreste beidseitig gelblich in der Nackenregion. Das pulsierende Herz liegt links. Das Velum ist völlig resorbiert.

Urniere: Der Auflösungsprozess der Urniere ist beinahe abgeschlossen. Die spärlichen Überreste verschwinden mit dem Übergang zum Stadium E9 ganz.

Niere: Die Niere liegt an derselben Stelle wie beim vorangegangenen Stadium E7 gebogen über der Lungenhöhle (Abb. 13). Sie wird diese Position bis zum Schlüpfmoment nicht mehr wesentlich ändern. Die kubischen Zellen des Nierenbandes weisen einen basalen Kern und eine darüberliegende grosse Vakuole auf.

Nuchalzellen: Die Nuchalzellen (Länge 23 μ, Breite 14 μ) sind zu einer Gruppe in der Nackengegend vereinigt. Durch den Austritt eines Drittels (E7) sind nur noch rund 40 Stück übrig geblieben (vgl. p. 733). Die bei den einzelnen

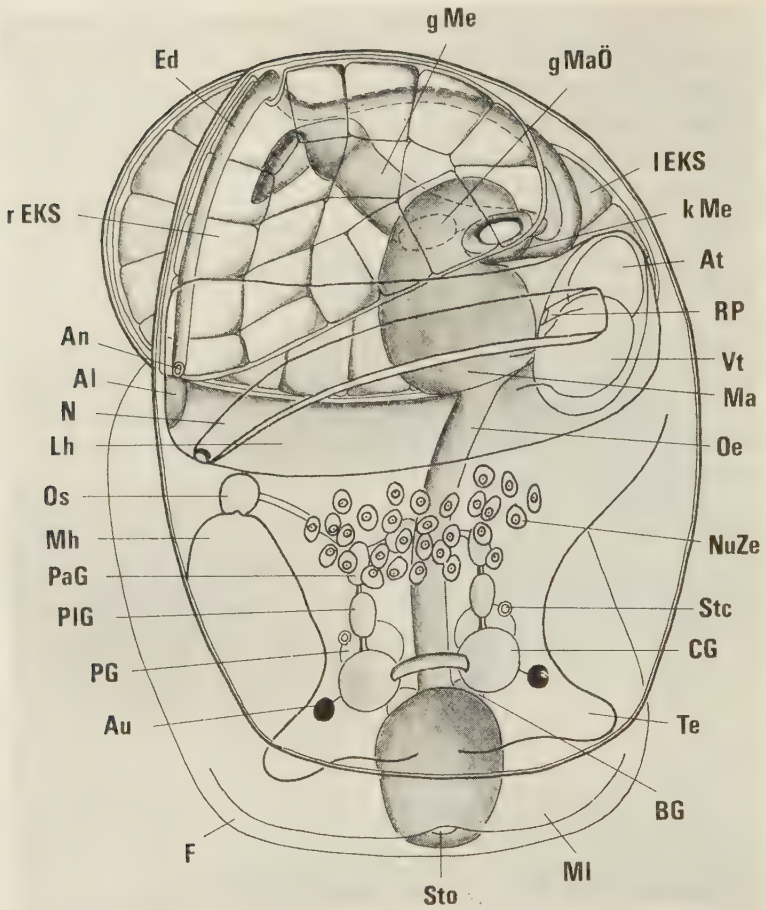

Abb. 13.
Embryonalstadium E8
(Breite: 0,6 mm/Länge: 1,0 mm/Höhe: 0,65 mm)

Zellen zu unterschiedlichem Zeitpunkt einsetzende Atrophierung wird durch aufplatzen der Vakuolen eingeleitet.

Herz: Der ganze Herzschlauch hat eine Verlagerung nach links seitlich vorn neben den Magen erfahren (Abb. 13). Der Ventrikel und das Atrium folgen in einer Horizontalebene aufeinander. Ist der Embryo in Bewegung, so können 60 Schläge pro Minute gezählt werden. Der Ruhepuls beträgt 39 Schläge pro Minute.

Sinnesorgane: Die seit drei Tagen topographisch unveränderten Augen sind schräg seitlich cephal über den Cerebralganglien sehr deutlich sichtbar. Die dunkle Farbe der Augen ist auf das schwarze Pigment in den Retinazellen zurück-

zuführen (vgl. p. 737). Die jetzt farblose runde Linse stösst direkt an die Zona pellucida interna. Das Osphradium hat sich vergrössert. Es weist unverändert ein zur perivitellinen Flüssigkeit hin offenes kleines Lumen auf.

Lungenhöhle : Die Lungenhöhle nimmt die ganze Schalenbreite ein. Sie liegt direkt unter der dorsalen Wölbung der Schale über den Darmorganen. Rechts verschliesst jetzt eine kräftige, ektodermale Falte die bis anhin unbedeckte Öffnung nach aussen. Dieser Porus befindet sich rechts am Schalenrand und nicht in der Mantelhöhle.

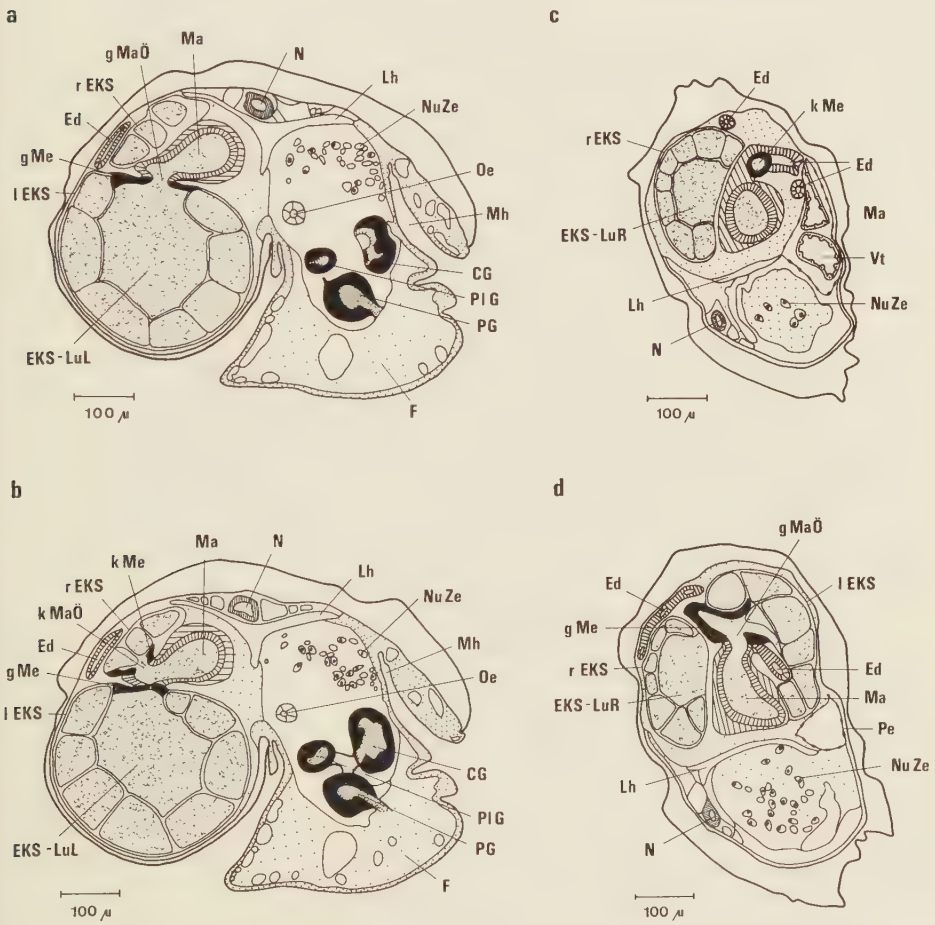

Abb. 14.

a. Sagittalschnitt des Embryonalstadiums E8 links medial durch die grosse Magenöffnung.
b. Sagittalschnitt des Embryonalstadiums E8 links lateral durch das kleinflächige Mitteldarmdrüsenepithel (kMe) des rechten Eiklarsacks.
c. Frontalschnitt des Embryonalstadiums E8 auf der Höhe des Herzens und des kleinflächigen Mitteldarmdrüsenepithels des rechten Eiklarsacks.
d. Frontalschnitt des Embryonalstadiums E8 auf der Höhe der Enddarmanlage.

Darmorgane

Oesophag: Der Oesophag geht vom Schlundkopf caudal oben ab unterläuft die Cerebralkommissur und steigt unter der Lungenhöhle zur Mageneinmündung auf.

Speicheldrüsen: Die Speicheldrüsen haben sich stark dem Oesophag entlang nach caudal gestreckt. An ihrem caudalen Ende fallen zwei Blindsäcke auf.

Magen, Mitteldarmdrüse: Das Ende des Magens ist zur linken Seite hin abgebogen (Abb. 13, 14*c*, 14*d*). Die grosse Öffnung liegt unverändert ventral caudal, die kleine über der linken Knickstelle (Abb. 13, 14*a*, 14*c*). Das grosse Mitteldarmdrüsenepithel erstreckt sich über das Lumen des linken Eiklarsacks (Abb. 14*b*) und stösst jetzt caudal an das Schalenepithel an. Bereits ist eine Auffaltung zur Divertikelbildung, wenn auch nur andeutungsweise, am caudalen Ende zu erkennen (Abb. 13). Links von der grossen Öffnung wächst das grossflächige Epithel über dem Eiklarsacklumen in die Breite (Abb. 13). Das Auswachsen des kleinflächigen Mitteldarmdrüsenepithels ist stark retardiert. Sein Grössenzuwachs wird bis zum Schlüpfen gering sein.

Eiklarsäcke: Der linke Eiklarsack liegt horizontal im Ventralteil des Palliovisceralkomplexes und reicht bis in die feine Ausbuchtung der ersten Windung. Der rechte Eiklarsack liegt dorsal links dem grossen Mitteldarmdrüsenepithel, dem Magen und (weiter nach rechts) dem inneren Windungsbogen auf (Abb. 13). Die Eiklarvakuolen weisen noch immer eine Höhe von 70 μ auf. Die voll intakten Zellkerne sind länglich und schmal, und basal oder zwischen den grossen Eiklarvakuolen anzutreffen.

Enddarm: Der Enddarm geht unter der kleinen Öffnung des Magens horizontal nach cephal ab und biegt am Perikard nach aussen um. Hinter dem Eiklarsack schwingt er leicht nach ventral aus und fällt auf der rechten Schalenseite zum Anus hin ab.

Schale, Mantelhöhle: Die bräunliche, durchsichtige Schale ist 1,0 mm lang, 0,6 mm breit und 0,6 mm hoch. Ganz caudal rechts beginnt die noch kleine erste Windung auszuwachsen. Der oben erwähnte Windungsbogen ragt vom Windungsansatz wie ein liegender Kegel mit seiner Spitze ins Schaleninnere. Die hintere Kegelhälfte muss man sich weggeschnitten vorstellen, denn dort stösst der linke Eiklarsack in die Windung.

Die Mantelhöhle hat durch fortgesetzte Zellvermehrung des Ektoderms am Schalenrand noch mehr an Grösse zugenommen und erlaubt dem Embryo ein müheloses Zurückziehen.

Geschlechtsapparat: Die kurze lumenlose Oviduktanlage verläuft topographisch unverändert von dorsal über dem Visceralganglion beginnend cephalwärts nach rechts ventral zum Fuss. Die Zwitterdrüse tritt neu auf. Sie liegt rechts ventral neben dem Magen vor dem linken Eiklarsack. Der Penis ist noch nicht angelegt.

VIII. 9. Embryonaltag (E9)

Habitus: Die äusseren Veränderungen sind mit Ausnahme der Vergrösserung der ersten Windung geringfügig. Gestaltlich liegt der Embryo in der Form vor, wie er am elften Tag als Jungschnecke schlüpfen wird.

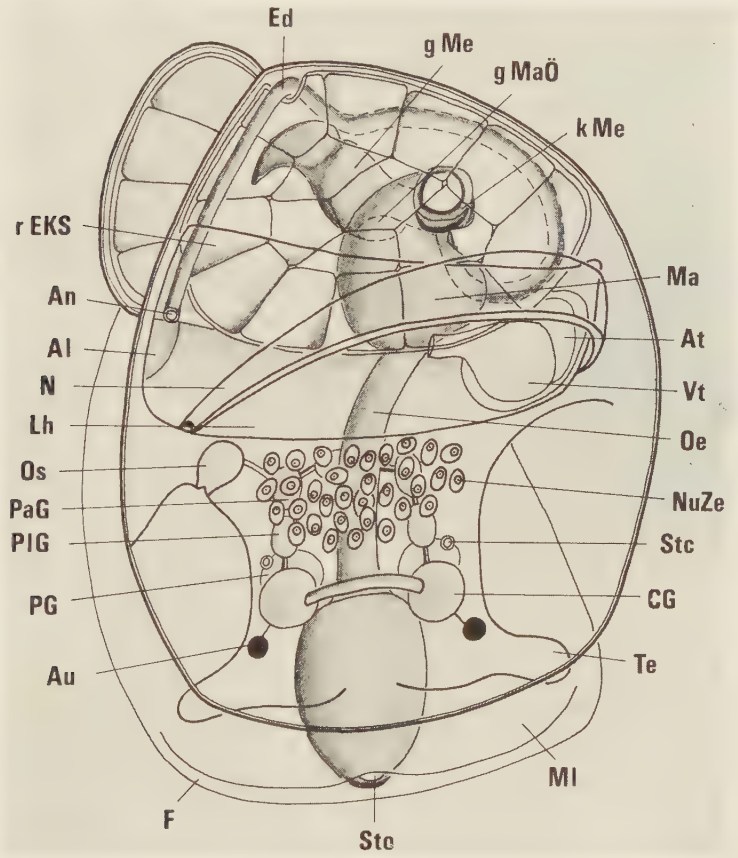

Abb. 15.
Embryonalstadium E9
(Breite: 0,7 mm/Länge: 1,0 mm/Höhe: 0,7 mm)

Niere: Die Lage der Niere ist unverändert, nur ist das Exkretionsorgan durch die Drehbewegung des Perikards links seitlich nach ventral gedehnt worden (Abb. 15).

Nuchalzellen: Das Atrophieren der Nuchalzellen dauert weiter an.

Herz: Das Herz hat sich cephal neben dem Magen schräg aufgerichtet, womit der Ventrikel über das Atrium zu liegen kommt (Abb. 13). Die Herzfrequenz beträgt jetzt 82 Schläge pro Minute.

Sinnesorgane: Die schwarzen Augen sind weiter von den Cerebralganglien abgesetzt und noch wenig seitlich von diesen nach cephal verlagert worden. Beim vor der Nierenausfuhröffnung postierten Osphradium hat die Gabelung des Blindsackes eingesetzt.

Lungenhöhle: Die Lungenhöhle beansprucht unverändert die gesamte mittlere Schalenbreite. Sie liegt wie beim Stadium E8 direkt unter der dorsalen Wölbung der Schale, über den Eiklarsäcken und über den Darmorganen.

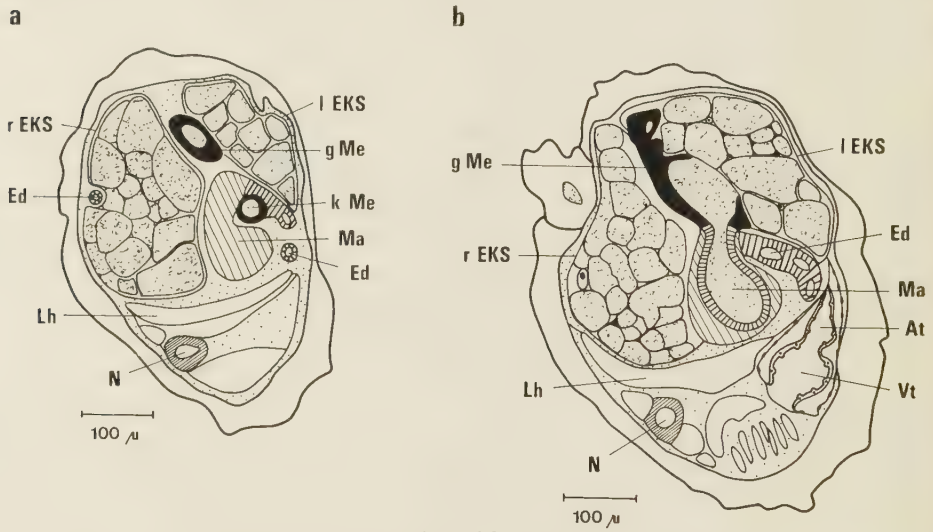

Abb. 16.

a. Frontalschnitt durch das Embryonalstadium E9 über dem Magenlumen.
b. Frontalschnitt durch das Embryonalstadium E9 auf der Höhe der Enddarmanlage.

Darmorgane

Oesophag: Der Oesophag verläuft unter der Lungenhöhle nach links und weist vor dem Aufstieg zum Magen eine Knickung auf.

Magen, Mitteldarmdrüse: Das Ende des Magens ist jetzt leicht nach links ventral abgebogen. Wie beim Stadium E7 und E8 liegt die grosse Öffnung ventral hinten, die kleine wie bei E8 links über der Magenknickstelle (Abb. 15, 16*a*).

Das grossflächige Mitteldarmdrüsenepithel erstreckt sich wie bei E8 über das Lumen des linken Eiklarsacks und stösst an das Schalenepithel. Die Divertikelbildung nimmt caudal und links an der grossen Öffnung ihren Fortgang. Das kleinflächige Mitteldarmdrüsenepithel liegt mitten unter dem ihm zugeordneten rechten Eiklarsack (Abb. 15).

Eiklarsäcke : Der linke Eiklarsack beansprucht den ganzen caudalen Ventralteil des Pallioviscéralkomplexes und steht praktisch senkrecht zur Medianen. Ein grosser Teil von ihm befindet sich in der ersten Windung. Der rechte Eiklarsack liegt unter der hinteren Schalenkuppe auf dem Magen und dem grossen Mitteldarmdrüsenepithel auf (Abb. 15).

Die Grösse der nun 116 μ hohen Eiklarvakuolen lässt schliessen, dass von Stadium E8 zu Stadium E9 nochmals eine sehr starke Eiklaraufnahme stattgefunden hat. Die länglichen Eiklarzellkerne sind basal und zwischen den Riesenvakuolen zu beobachten. Die in der Nähe der anstossenden Mitteldarmdrüsenepithelien liegenden Kerne, teilen sich noch bei diesem Stadium amitotisch (Abb. 22*b*). Die Eiklarzellen werden auf diese Weise polynucleär. An die Kernteilung schliesst die Zellteilung an, wobei apikal sehr kleine transitorische Zellen entstehen (vgl. p. 757). Die übrigen Eiklarzellen werden von diesem Vorgang nicht betroffen.

Enddarm : Der Enddarm geht nach seitlich links ventral ab, steigt in einem vorderen Bogen auf, verläuft der Schale entlang horizontal nach caudal und endigt auf der rechten Schalenseite beim Atemloch.

Schale, Mantelhöhle : Die Schale ist 1,1 mm lang, 0,6 mm breit und 0,6 mm hoch. Die erste Windung hat ihre Höhe verdoppelt. Für die Mantelhöhle ist keine erhebliche Erweiterung zu beobachten.

Geschlechtsapparat : Die topographischen Verhältnisse von Zwitterdrüse und Oviduktanlage sind gleich wie beim Stadium E8. Die Bildung des Penis hat noch nicht eingesetzt.

IX. 10. Embryonaltag (E10)

Habitus : Die schon sehr grosse erste Windung fällt auf. Die Embryonen sind so gross (Schalengrösse: 1,1 mm, Eigrösse: 1,2 mm), dass es ihnen nicht mehr möglich ist, beliebig an der Innenfläche der Eihülle umherzukriechen.

Nuchalzellen : Bei vereinzelten der noch verbliebenen Nuchalzellen sind die Vakuolen nach aussen aufgeplatzt.

Herz : Das Herz ist wie beim Stadium E9 links seitlich cephal neben dem Magen schräg aufgerichtet. Pro Minute zählt man 88 Schläge.

Sinnesorgane : Die Augen haben ihre definitive Position schräg seitlich über und vor den Cerebralganglien nicht mehr geändert. Das Osphradium enthält zwei Kammern, die an einen kurzen, nach aussen führenden Kanal angeschlossen sind.

Lungenhöhle: Die Lungenhöhle erstreckt sich unter der Schalenkuppe bis weit nach caudal. Sie liegt dem rechten Eiklarsack auf. Ihre hintere Wandung streicht über diesen nach vorn ventral. Die Vorderwand steigt steil bis zur Schale auf (Abb. 17).

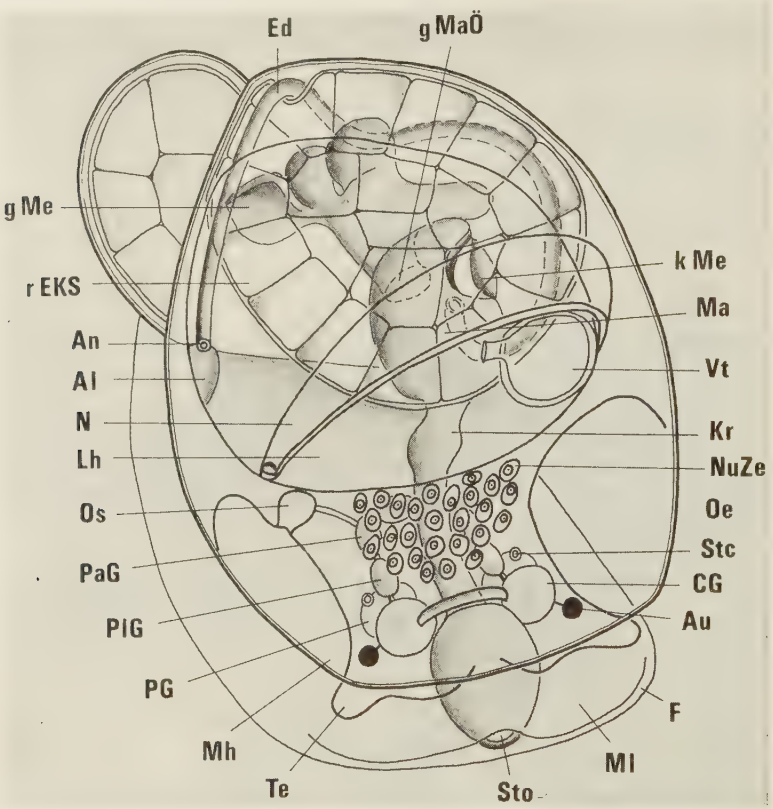

Abb. 17.
Embryonalstadium E10
(Breite: 0,8 mm/Länge: 1,1 mm/Höhe: 0,8 mm)

Darmorgane

Magen, Mitteldarmdrüse: Wie bei den Stadien E7, E8 und E9 befindet sich die grosse Öffnung des Magens ventral caudal. Die kleine ist jetzt seitlich links caudal und nicht mehr über der Knickstelle des Magens anzutreffen (Abb. 17). Diese Verlagerung der kleinen Magenöffnung zeigt eindrücklich, mit welcher Dynamik die Torsion im Palliovisceralkomplex abläuft.

Das grossflächige Mitteldarmdrüsenepithel liegt wie bei E8 und E9 in Magennähe flach über dem Lumen des linken Eiklarsacks. Weiter nach caudal hat es dagegen schon drei Divertikelkappen gebildet, die gleichfalls über das Eiklar-

sacklumen greifen (Abb. 18*a*, *c*). Ein vierter Divertikel wächst bereits in die erste Windung aus (Abb. 17). Das kleinflächige Mitteldarmdrüsenepithel zeigt immer noch bescheidene Ausmasse (Abb. 18*a*).

Eiklarsäcke: Der linke Eiklarsack liegt schon zur Hälfte in der kleinen Windung. Sein Lumen ist vom grossflächigen Mitteldarmdrüsenepithel überdeckt (Abb. 17, 18*a*, 18*b*). Es sei nochmals betont, dass keine einzige Eiklarzelle des

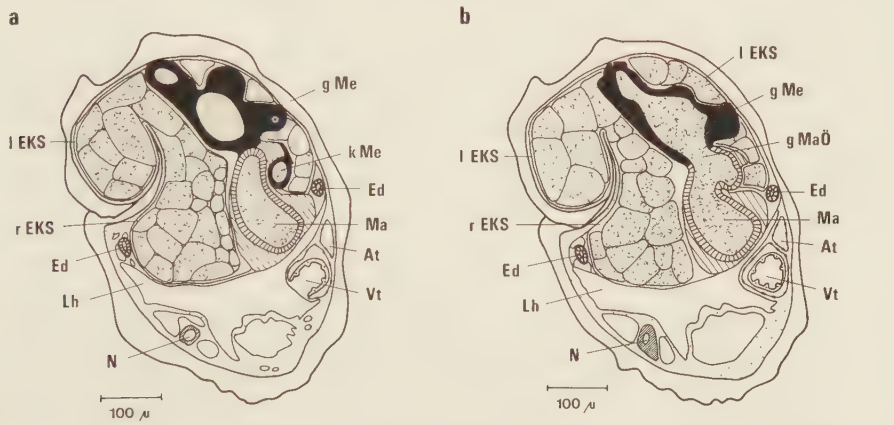

ABB. 18.

a. Frontalschnitt durch das Embryonalstadium E10 auf der Höhe des kleinflächigen Mitteldarmdrüsenepithels des rechten Eiklarsacks.
b. Frontalschnitt durch das Embryonalstadium E10 in der ventralen Magenhälfte.

linken Eiklarsacks vom grossflächigen Epithel überwachsen ist. Das Epithel überdeckt nur das Eiklar enthaltende Lumen und stösst an die Eiklarzellen an. Der rechte Eiklarsack hat sich von der rechten Schalenseite wenig distanziert und füllt den Raum zwischen der erweiterten Lungenhöhle und dem grossflächigen Mitteldarmdrüsenepithel aus.

Die Höhe der Eiklarvakuolen von nicht an die Mitteldarmdrüsenepithelien anstossenden Eiklarzellen ist auf 105 µ reduziert. Die basal und zwischen den Riesenvakuolen gelegenen länglichen Kerne sind noch immer intakt. Die beim Stadium E9 in der Nähe der Mitteldarmdrüsenepithelien entstandenen transitorischen Zellen (vgl. p. 745) trennen sich von den Eiklarzellen ab.

Enddarm: Der Enddarm verlässt den Magen nach ventral, steigt wie beim Stadium E9 in einem vorderen Bogen auf, verläuft der Schale entlang leicht gewellt nach caudal bis zum Ansatz der kleinen Windung und fällt auf der rechten Schalenseite bis zur Lungenhöhle hin ab.

Schale, Mantelhöhle: Die Schale ist 1,1 mm lang, 0,6 mm hoch und 0,7 mm breit. Die kleine Windung ist um das Dreifache höher als beim Stadium E8. Die Mantelhöhle hat nur noch wenig an Grösse zugenommen.

Geschlechtsapparat: Am caudalen Rand des rechten Tentakels ist die ektodermale Einstülpung des Penis erstmals festzustellen. Die Zwitterdrüse hat an Grösse zugenommen und ein kurzes Stück Spermiovidukt gebildet, das gegen die noch ungeteilte Oviduktanlage wächst.

X. 11. Embryonaltag (E11)

Habitus: Die schlüpfreife Jungschnecke (Schalenlänge 1,2 mm) füllt die Eihülle ganz aus. Die perivitelline Flüssigkeit ist ganz aufgebraucht. Die Eihülle wird durch ständiges Schaben mit der Radula geöffnet.

Nuchalzellen: Auch bei diesem Stadium platzen vereinzelte Nuchalzellvakuolen neu auf. Das Atrophieren der Nuchalzellen erscheint als ein recht langwieriger Prozess, der bis in die Postembryonalperiode andauert.

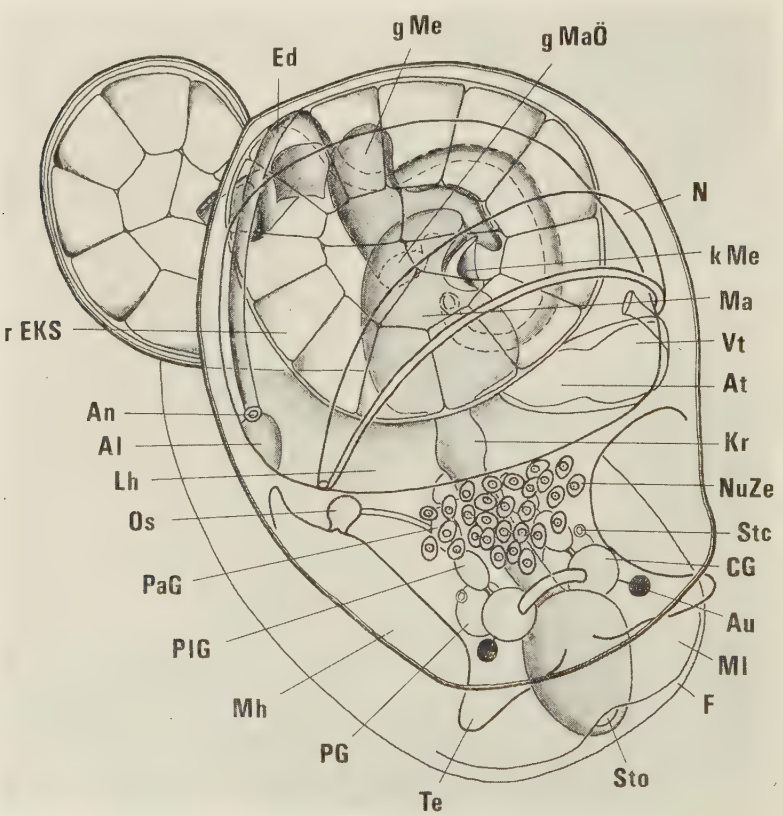

Abb. 19.
Embryonalstadium E11
(Breite: 0,8 mm/Länge: 1,2 mm/Höhe: 0,8 mm)

Herz: Das Herz liegt definitiv links seitlich cephal neben dem Magen. Seine Hauptachse steht wie beim Stadium E10 vertikal, der ganze Herzschlauch ist jedoch vom Magen abgerückt und befindet sich näher bei der Schale.

Ganglien; Der für *Limnaea*, wie für alle Pulmonaten, typische Ganglienkomplex besteht aus 2 Cerebralganglien, 2 Pedalganglien, 2 Buccalganglien, 2 Pleuralganglien, 2 Parietalganglien und einem Visceralganglion. Genaue Grössenwerte können der Tabelle II entnommen werden. Infolge stark positiv allometrischen Wachstums nimmt der Ganglienkomplex beim Schlüpfstadium relativ den grösseren Teil des Gesamtkörpervolumens ein als zum Beispiel bei der 9 Wochen alten Schnecke (vgl. Tab. III).

Fioroni und Portmann bringen in ihrer Arbeit über *Fusus* (1968) die forcierte Entwicklung der Ganglien mit den beträchtlichen nervösen Leistungen, welche für die aktive Nahrungssuche nach dem Schlüpfen erbracht werden müssen, in Zusammenhang.

Darmogane

Radula: Bei einer neun Wochen alten Schnecke wurde eine ganze Radula herauspräpariert, die ungefähr 3500 Zähne aufwies. Infolge ihrer grossen Zahl ist es äusserst schwierig, einen genauen Wert für die Radulazähne bei diesem Stadium anzugeben. Die schlüpfreife Jungschnecke ist für solche Präparationen zu klein.

Oesophag: Der dorsale, cilientragende Wulst ist verschwunden

Magen, Mitteldarmdrüse: Wie bei den Stadien E7, E8, E9 und E10 liegt die grosse Öffnung des Magens ventral caudal, die kleine ist wie bei E10 seitlich links caudal zu beobachten (Abb. 20*c*). Das grossflächige Mitteldarmdrüsenepithel erstreckt sich einschichtig wie bei E8, E9 und E10 über das Lumen des linken Eiklarsacks bis in die kleine Windung hinein (Abb. 20*a*). Seine bei Stadium E10 erwähnten drei Divertikelkappen sind leicht vergrössert (Abb. 20*c*). Das kleinflächige Mitteldarmdrüsenepithel ist in seiner Entwicklung immer noch stark retardiert.

Eiklarsäcke: Der linke Eiklarsack füllt die ganze kleine Windung aus. Das linke Eiklarsacklumen ist in der kleinen Windung von Eiklarzellen umgeben. Im hinteren Ventralteil des Palliovisceralkomplexes wird das Lumen vom dorsal aufliegenden grossflächigen Mitteldarmdrüsenepithel überdeckt. Der rechte Eiklarsack liegt unter der ausgedehnten Lungenhöhle nach links verlagert auf dem Magen und dem grossen Mitteldarmdrüsenepithel auf (Abb. 19). Die Eiklarvakuolen sind wie beim Stadium E10 105 μ hoch. Ein Atrophieren der Kerne (Bloch) (1938) erfolgt nicht. Die Kerne sind im Gegenteil seit E9 in eine höchst aktive Phase getreten (vgl. p. 745).

Es ist notwendig, die eigenen Befunde über das Schicksal der Eiklarzellen und den Auswachsungsprozess der Mitteldarmdrüsenepithelien den Bloch'schen Beobachtungen gegenüberzustellen. Bloch hat als Figur 13 einen schematisierten Embryo von *Limnaea stagnalis* wiedergegeben. Darin zeichnet sie das grossflächige Mitteldarmdrüsenepithel

wie einen Schöpflöffel ein, der nach ihrer Ansicht den Eiklarsack bereits teilweise umgreifen und umwachsen soll. Das Auswachsen dieses grossflächigen Epithels ist von Bloch unpräzis dargestellt worden. Es scheint, dass sie das Eiklarsacklumen nicht zu deuten wusste, sonst wäre ihr bestimmt aufgefallen, dass beim Schlüpfstadium dieses Lumen, aber nicht eine einzige Eiklarzelle überdeckt ist. Auf dem Schnitt der zusätzlichen Figur 12 zeichnet Bloch sogar das grossflächige Mitteldarmdrüsenepithel über dem Eiklarsacklumen ein und liefert selbst den Beweis dafür, dass ihre Angaben nicht stimmen können. Auch von einem Zerfall der Eiklarzellen und einem gleichzeitigen Atrophieren der Zellkerne im Schlüpfmoment kann keine Rede sein. Die Eiklarzellen, deren Kerne sich amitotisch geteilt haben, sind bei diesem Stadium 50—62 μ hoch. Sie werden durch gewebliche Transformation bis zum 8. Postembryonaltag zu Mitteldarmdrüsenzellen transformiert. Die übrigen Eiklarzellen reduzieren ihre Höhe bis zum 8. Postembryonaltag sukzessive auf 57 μ, wobei das eingelagerte Eiklar abgebaut wird. Auch sie werden zu Mitteldarmdrüsenzellen. Die amitotisch entstandenen kleinen Apikalzellen zerfallen zwischen dem 5. und 8. Postembryonaltag. Sie haben in erster Linie die riesigen Eiklarzellen verkleinert und zugleich als Eiklarspeicher gedient. Die kleinen Apikalzellen machen damit den einzigen transitorischen Anteil des Eiklarsacks aus. Die Mitteldarmdrüse entsteht durch einen Epithelialisierungsprozess der beiden Eiklarsäcke. Der linke Eiklarsack wird zum grossen Leberlappen, der rechte zum kleinen.

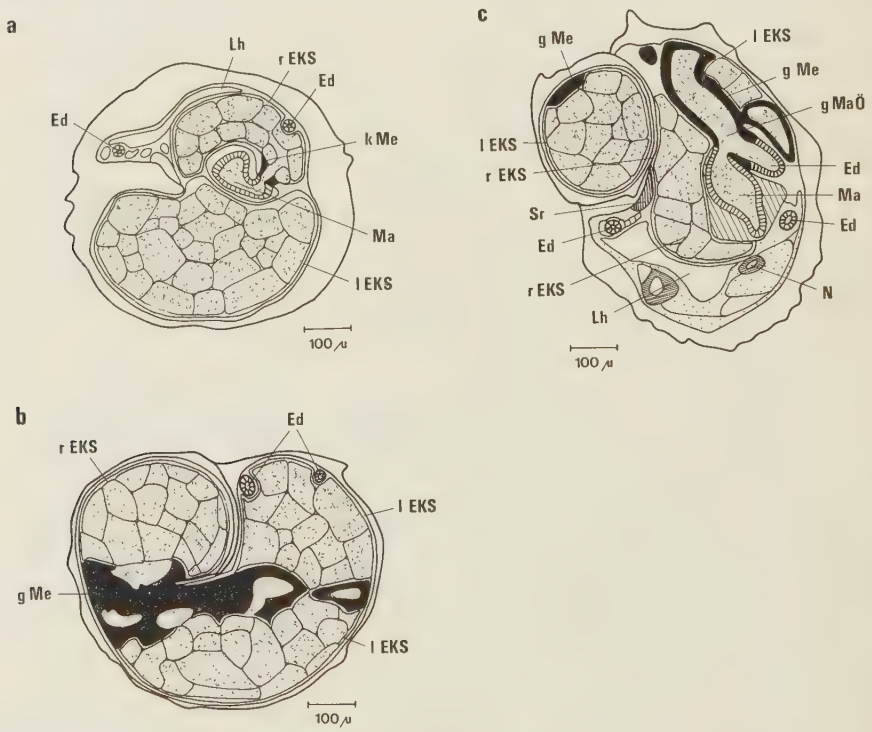

Abb. 20.

a. Querschnitt durch das kleinflächige Mitteldarmdrüsenepithel des Embryonalstadiums E11.
b. Querschnitt durch das Embryonalstadium E11 caudal beim Übergang in die kleine Windung.
c. Frontalschnitt durch das Embryonalstadium E11 auf der Höhe der grossen Magenöffnung.

Tab. I.

Das zeitliche Auftreten der Organe.

Organ/Stadium	E2	E3	E4	E5	E6	E7	E8	E9	E10	E11
Velum	—	+	+R	+R	+R	+R	—	—	—	—
Bewimperung	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—
Urniere	(+)	+D	+	+	+	DE	DE	—	—	—
Definitive Niere	Z	Z	Z	Z	+D	+	+	+	+	+
Reno-Perikardial-Gang	—	—	—	—	+D	+	+	+	+	+
Nuchalzellen	—	+	+	+	+	+A	+DE	+DE	+DE	+DE
Herz	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+
Perikard	—	—	—	(+)	(+)	+	+	+	+	+
Cerebralganglien	—	P	Z	Z	Z	+	+	+	+	+
Pedalganglien	—	—	P	Z	Z	+	+	+	+	+
Buccalganglien	—	—	—	(+)	+	+	+	+	+	+
Pleuralganglien	—	—	P	P	Z	+	+	+	+	+
Parietalganglien	—	—	P	P	Z	+	+	+	+	+
Visceralganglion	—	—	P	Z	Z	+	+	+	+	+
Osphradialganglion	—	—	—	P	Z	Z	+	+	+	+
Osphradium	—	—	—	P	E	E	+	+	+	+
Augen	—	(E)	(+)	(+)	(+)	+	+	+	+	+
Lungenhöhle	—	—	Z	EO	EO	EO	+V	+	+	+
Atemloch	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+
Stomodäum	+	+	+	+AE	+AB	+	+	+	+	+
Kiefer	—	—	—	(+)	(+)	+	+	+	+	+
Radula	Z	AW	AG	AG	AG	AN	+	+	+	+
Oesophag	+C	+C	+C	+C	+C	+C	+C	+C	+C	+
Speicheldrüse	—	—	—	—	—	(+)	+	+	+	+
Magen	—	(+)	+	+	+	+	+	+	+	+
Enddarm	—	AW/AZ	+AZ	+AZ	+AZ	+D	+	+	+	+
Mitteldarmdrüse	—	—	—	—	AW	AW	AW	AW	AW	AW
Eiklarsack	X	X	XL	XL	XXL	XXL	XXL	XXL	XXL	XXL
Tentakel	—	—	—	(+)	+	+	+	+	+	+
Mundlappen	—	—	—	(+)	+	+	+	+	+	+
Schale	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Mantelhöhle	—	—	—	—	—	+E	+E	+E	+	+
Geschechtsapparat	—	—	—	—	—	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)

A = Austritt
AB = Absenken
AG = Abgeschlossen
AN = Angeschlossen
AW = Auswachsen
AZ = Analzellen
C = Cilien
D = Durchbruch
DE = Degeneration
E = Einsenkung, Einstülpung
L = Lumina
O = Offen
P = Proliferation
R = Resorption
V = Verschliessbar
Z = Undifferenzierter Zellkomplex
X = Ein Sack
XX = 2 Säcke
( ) = In Bildung begriffen
— = Nicht vorhanden
+ = Voll ausgebildet

TAB. II.

Volumenanteil der einzelnen Ganglien in Bezug auf die Gesamtganglienmasse beim Schlüpfstadium und in der 9. Postembryonalwoche. (Die Ganglienvolumina wurden nach der Integrations-Methode von FRÖSCH (1971) ausgemessen und errechnet).

	Schlüpfstadium Ganglienvolumen in mm^3 mal 10^{-5}	9. Woche Ganglienvolumen in mm^3 mal 10^{-3}	Schlüpfstadium Ganglienvolumen in %	9. Woche Ganglienvolumen in %
Cerebralganglien	58	71	36,7	42,8
Buccalganglien	7	7	4,8	4,6
Pedalganglien	49	46	31,2	27,8
Parietalganglien	14	10	8,9	6,4
Pleuralganglien	7	8	4,2	5,0
Visceralganglion	9	17	6,2	10,4
Osphradialganglion . . .	13	4	8,0	3,0
Total	157	163	100,0	100,0

TAB. III.

Verhältnis des Schalenvolumens zum Gesamtganglienvolumen beim Schlüpfstadium und in der 9. Postembryonalwoche. (Die Ganglienvolumina wurden nach der Integrations-Methode von FRÖSCH (1971) ausgemessen und errechnet).

	Schlüpfstadium	9. Woche
Schalenvolumen in mm . .	0,2	800
Ganglienvolumen in mm .	$157 . 10^{-5}$	$163 . 10^{-3}$
Ganglienvolumen in % . .	0,78	0,02

Enddarm: Der Verlauf des Enddarms ist weiterhin kompliziert. Er geht ventral vom Magen ab, steigt wie bei den Stadien E9 und E10 in einem Bogen auf, verläuft der Schale entlang nach caudal, wo er eine kleine Schleife nach ventral aufweist, steigt wieder auf und endigt, auf der rechten Schalenseite absinkend, beim Anus (Abb. 19).

Schale: Die Schale ist 1,2 mm lang, 0,8 mm breit und 0,8 mm hoch und weist im Schlüpfmoment 1½ Windungen auf.

Geschlechtsapparat: Der Peniskolben (ektodermale Einstülpung des Penis) hat an Grösse zugenommen. Der von der Zwitterdrüse ausgewachsene Spermioviduktverbindet neu die vergrösserte, lumenlose Oviduktanlage mit der ebenfalls vergrösserten Zwitterdrüse. Die Oviduktanlage und die Zwitterdrüse weisen dieselben topographischen Verhältnisse wie in den vorangegangenen Stadien auf. Die vorliegenden Beobachtungen zeigen, dass der Geschlechtsapparat beim Schlüpfstadium in drei Anlagen vorliegt und erst in der Anfangsphase der Entwicklung steht. Limnaea stagnalis ist nach 1½ Monaten geschlechtsreif.

E. ZUSAMMENHÄNGENDE DARSTELLUNG DER ENTODERMALEN DARMENTWICKLUNG MIT BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG DER HISTOLOGIE

1. Kurze Zusammenfassung der topographischen Entwicklung

Beim späten Gastrula-Stadium (E2) ist der entoblastische Mitteldarm in den Eiklarsack und die caudale kleinzellige Darmplatte (Rabl, 1875) gegliedert (Abb. 1, 2). Der Eiklarsack besteht aus Eiklarzellen, die beinahe die ganze Gastralhöhle umschliessen (Abb. 2, 21*a*). Cephal ist der ektodermale Oesophag in den Eiklarsack durchgebrochen (Abb. 2).

Am dritten Embryonaltag (E3) wächst von der kleinzelligen Darmplatte aus nach rechts dorsal medial und links ventral medial je ein Epithel unter den Eiklarzellen durch um das Mitteldarmlumen und vereinigt sich mit dem Oesophag (Abb. 3, 21*b*). Ein direkter Kontakt vom rundlichen Eiklarsack zum Mitteldarmlumen besteht somit nur noch an den nicht unterwachsenen zwei grossen Längsöffnungen rechts ventral medial und links dorsal medial (Abb. 3). Die kleinzellige Darmplatte bildet bei diesem Stadium nicht allein die Magenwand aus. Nach ventral proliferierte Zellen formen zusätzlich das kurze Enddarmrohr (Abb. 3), welches in der Medianebene nach ventral vorstösst und sich an die erstmals sichtbaren Analzellen des Ektoderms anschliesst. Durch starkes Auswachsen der beiden Magenepithelien, links nach ventral und rechts nach dorsal, und die einsetzende Torsion des Mitteldarms um die Längsachse nach links besteht am vierten Embryonaltag, als direkte Verbindung des Mitteldarmlumens zu den Eiklarzellen, nur noch je eine mittelgrosse Öffnung dorsal rechts und ventral links (Abb. 5). Bei diesem Stadium geschieht neu etwas ganz Entscheidendes. Die jetzt in grossen Mengen aufgenommene perivitelline Flüssigkeit (= Eiklar) dringt vom Mittel-

darmlumen her durch die beiden erwähnten Magenöffnungen. Dadurch werden zwei Eiklarsacklumina gebildet (Abb. 6, 21*f*). Das kurze abgeschlossene Enddarmrohr wird von der Torsion auch beeinflusst. Die Analzone, und mit ihr das distale Enddarmende, sind nach rechts medial verschoben worden (Abb. 5). Am fünften Embryonaltag ist der Magen median stark verlängert (Abb. 7). Die ständig andauernde Torsion bewirkt, dass die dorsale rechte Öffnung von Stadium E4 nach dorsal cephal und die ventrale linke Öffnung nach ventral caudal verschoben worden ist (Abb. 7). Die beiden Öffnungen sind kleiner als am Vortag. Der Eiklarsack ist nicht mehr rundlich, sondern länglich (Abb. 7, 8). Das distale Ende des Enddarms liegt jetzt auf der rechten Körperseite (Abb. 7). Typisch für den sechsten Embryonaltag ist das Auswachsen der zwei prospektiven Mitteldarmdrüsenepithelien an den zwei Magenöffnungen (Abb. 9). Bei der topographisch unveränderten ventralen caudalen Öffnung ist ein kleinflächiges Mitteldarmdrüsenepithel entstanden, das nur das rechte Eiklarsacklumen überdeckt und an die nächstliegenden Eiklarzellen anstösst (Abb. 10*a*). Die bei Stadium E5 dorsale cephale Öffnung ist jetzt auf der linken Magenseite zu beobachten. Sie ist bedeutend grösser als die andere Öffnung. Von ihr aus ist ein grossflächiges Epithel zwischen den Eiklarzellen und dem im linken Eiklarsacklumen befindlichen Eiklar nach links ventral nicht ganz bis zum Schalenepithel ausgewachsen (Abb. 9, 10*b*). Der Eiklarsack wird durch das kleinflächige und das grossflächige Mitteldarmdrüsenepithel in einen rechten kleineren und einen linken grösseren Sack getrennt (Abb. 10*a*). Der rechte kleinere Eiklarsack liegt ventral im Pallioviscerealkomplex (Abb. 9). Der linke grössere Eiklarsack füllt den ganzen linken Körperanteil bis dorsal über den Magen aus (Abb. 9). Auf topographische Veränderungen des Enddarms muss nicht mehr näher eingegangen werden, denn es treten später nur noch zusätzlich gebildete Schlaufen auf. Am siebten Embryonaltag beginnt die Torsion stärker zu wirken. Der linke grosse Eiklarsack kommt nach ventral unter Herz und Magen zu liegen (Abb. 1!). Die grosse Magenöffnung befindet sich caudal ventral. Das grossflächige Mitteldarmdrüsenepithel dehnt sich gegen die Mediane nach rechts ventral aus (Abb. 11, 12*b*). Im rechten Teil des Pallioviscerealkomplexes ist der kleine Eiklarsack dorsalwärts gedreht worden. Die zu seinem Lumen hin offene kleinere Magenöffnung befindet sich rechts seitlich dorsal (Abb. 11, 12*a*). Beim achttägigen Embryo kann die grosse Magenöffnung topographisch unverändert ventral caudal beobachtet werden (Abb. 13, 14*a*, 14*d*). Der linke grosse Eiklarsack liegt horizontal im Ventralteil des Pallioviscerealkomplexes. Er reicht bis in die feine Ausbuchtung der ersten Windung (Abb. 13). Das grossflächige Mitteldarmdrüsenepithel erstreckt sich über das Lumen des grossen Eiklarsacks (Abb. 14*a*, 14*b*), und stösst caudal an das Schalenepithel an. Der rechte kleinere Eiklarsack liegt dorsal dem grossen Mitteldarmdrüsenepithel, dem Magen und dem inneren Windungsbogen der Schale auf (Abb. 13, 14*a*, 14*b*). Die ihm zugeordnete kleine Öffnung des Magens lässt über der linken Knickstelle

perivitelline Flüssigkeit in sein Lumen einströmen (Abb. 13, 14*b*, 14*c*). Das kleinflächige Mitteldarmdrüsenepithel ist in seiner Entwicklung stark retardiert.

Am neunten Embryonaltag sind keine topographischen Veränderungen des Mitteldarmkomplexes zu beobachten.

Der zehnte und elfte Embryonaltag können zusammengefasst werden. Der grosse Eiklarsack, der caudal ventral im Palliovisceralkomplex liegt, wird immer mehr in die kleine Schalenwindung hineingezogen (Abb. 17, 19). Das grossflächige Mitteldarmdrüsenepithel, über dem Eiklarsacklumen, beginnt sich caudal beim Schalenepithel für die Divertikelbildung aufzufalten (Abb. 15, 17, 19). Die grosse Magenöffnung bleibt wie in den vorangegangenen Stadien topographisch unverändert ventral caudal (Abb. 18*b*, 20*a*). Die kleine Magenöffnung wird bei der Knickstelle auf die linke Körperseite gedreht (Abb. 18*a*, 20*b*). Der dorsal unter der Schalenkuppe gelegene kleine Eiklarsack erfährt eine leichte Verschiebung nach links (Abb. 17, 19).

Bei diesem recht komplizierten Torsionsvorgang wurden die beiden Eiklarsäcke von Stadium E6 bis Stadium E11 180°, die kleine Magenöffnung 270° und die grosse Magenöffnung 90° um die Körperlängsachse gedreht.

2. Histologie

Bei der späten Gastrula (E2) ist das Entoderm um die Gastralhöhle, mit Ausnahme des caudalen Abschnitts, zu polygonalen Eiklarzellen, die 35 µ hoch und 15 µ breit sind, ausdifferenziert worden (Abb. 21*a*). Cephal ist durch den so entstandenen Eiklarsack der kurze Oesophag durchgebrochen. Caudal hat sich der Urdarm zu einer kleinzelligen Darmplatte ausdifferenziert. Hier sind noch bis zum Stadium E3 vereinzelte Stellen mit Dottereinschlüssen zu beobachten (Abb. 21*b*). Das vom Stomodäum her eindringende Eiklar gelangt zuerst in das Gastrallumen, und wird dort von den angrenzenden Eiklarzellen in kleine apikale Vakuolen aufgenommen, die ihrerseits das Eiklar wieder an die riesige, basal gelegene Eiklarvakuole abgeben (Abb. 21*a*). Alle Kerne befinden sich apikal an die Riesenvakuole angelagert. Einen Tag später (E3) treten bereits die von der kleinzelligen Darmplatte nach rechts dorsal medial und links ventral medial zum Oesophag hin auswachsenden Epithelien auf. Die Abbildung 21*b* zeigt deutlich eine Epithelrandzone, die das Vordringen unter den Eiklarzellen bestätigt. Mit dem Anlegen des schmalen Gürtels um die Gastralhöhle setzt gleichzeitig dessen sofortige Differenzierung in ein inneres Zylinderepithel und ein äusseres Muskelepithel ein (Abb. 21*c*). Dies bedeutet, dass von der kleinzelligen Darmplatte gleichzeitig Zylinder- und Muskelepithel gebildet werden. Normalerweise entsteht das Muskelepithel des Magens mesodermal. Bei *Limnaea* ist aber bei den frühen Stadien der ganze Magen vom Eiklarsack umgeben. Die Mesodermzellen

haben somit keine Möglichkeit, sich an das Zylinderepithel anzulagern. Die Spindelachsen bei Zellteilungen im Zylinderepithel liegen parallel zu denjenigen im Muskelepithel. Die Bildung des Muskelmagens durch das Zylinderepithel ist daher ausgeschlossen. Zum Eiklarsack offene Stellen ermöglichen eine unvermin-

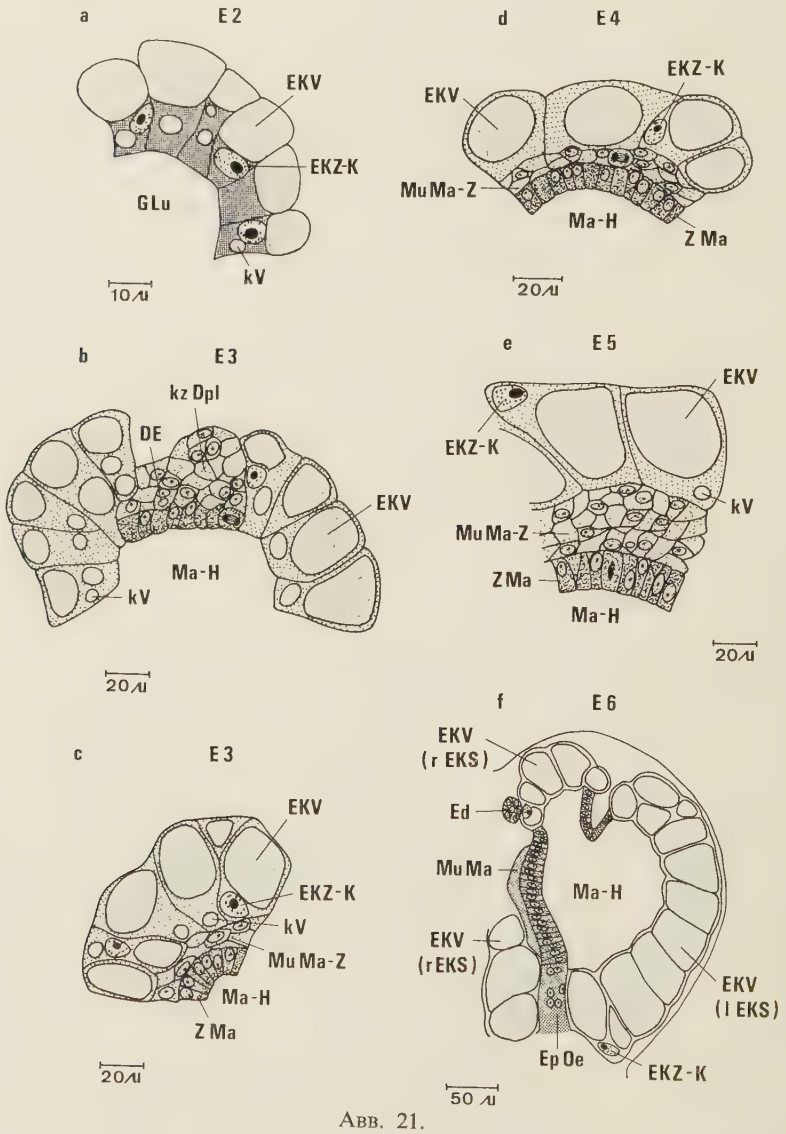

Abb. 21.

a. Späte Gastrula. Frontalschnitt durch den Eiklarsack in der Aequatorialebene.
b. Praeveliger. Frontalschnitt durch die kleinzellige Darmplatte mit auswachsender Magenwandung.
c.—*f*. Embryonalstadien E3—E6. Frontalschnitt durch Magenwand und Eiklarsack.

derte Eiklaraufnahme in die Eiklarzellen, die jetzt apikal mehrere grosse Vakuolen enthalten können (Abb. 21*b*). Diejenigen Eiklarzellen, die vom Magenepithel unterwachsen sind, können vorläufig keine apikalen Vakuolen mehr bilden (Abb. 21*c*). Die Höhe der Eiklarzellen beträgt für das Stadium E3 durchschnittlich 46 µ, die Breite 25 µ. Die Zellkerne sind mehrheitlich apikal über der Riesenvakuole anzutreffen (Abb. 21*b*, *c*), vereinzelte haben sich zwischen diese geschoben, und manche liegen sogar schon ganz basal. Auch Weiss (1968) hat bei *Deroceras* eine analoge Kernverschiebung geschildert.

Im Stadium E4 dringt unablässig aufgenommene perivitelline Flüssigkeit durch die beiden leicht verkleinerten Magenöffnungen ventral links und dorsal rechts und drückt alle Eiklarzellen nach aussen. Auf diese Weise entstehen zwei Lumina, die prall mit Eiklar gefüllt sind. Somit ist auch den beim Stadium E3 dem Muskelmagen aufliegenden Eiklarzellen erneut die Möglichkeit gegeben, Eiklar aufzunehmen. Die Eiklarzellkerne setzen ihre Verlagerung nach basal fort.

Die Abbildung 21*f* des Stadiums E6 zeigt die jetzt ganz mit Eiklar angefüllten Eiklarzellen. Die Zellhöhe ist auf 70 µ angestiegen und das Cytoplasma nur noch als schmaler Streifen zu erkennen. Die Zellkerne liegen alle basal. Unter den Eiklarzellen fällt das Eiklarsacklumen auf.

Bis und mit dem 8. Embryonaltag (E8) bleibt die Höhe der Eiklarzellen von 70 µ unverändert, dafür verbreitert sich die Riesenvakuole sukzessive (Abb. 22*a*).

Vom Stadium E8 zum Stadium E9 erreicht die Eiklaraufnahme ein Maximum; der 9-tägige Embryo verfügt nun über 116 µ hohe Eiklarzellen. Jetzt setzt die schon erwähnte (p. 745) amitotische Teilung der Eiklarzellkerne ein (Abb. 22*b*, c). Unmittelbar darauf schnüren sich kleine Zellen vorwiegend von der Apikalzone der Eiklarzellen ab. Durch diesen Prozess werden letztere auf 50-62 µ verkleinert. Die in unmittelbarer Nähe der auswachsenden Mitteldarmdrüsenepithelien befindlichen Eiklarzellen haben sich geteilt. Während dem nun einsetzenden Differenzierungsprozess werden sie durch Abbau des eingelagerten Eiklars bis zum 8. Postembryonaltag zu den für das Adulttier typischen zwei Zellsorten (Sekretions-Resorptionszellen) transformiert (Abb. 22*d*, *e*). Die übrigen Eiklarzellen, die sich am 9. Embryonaltag nicht geteilt haben, reduzieren ihre Höhe bis zum 8. Postembryonaltag auf 57 µ. Auch diese Abschnitte verfügen über SR-Zellen und Kalkzellen, dazwischen liegen aber immer noch nicht ganz ausdifferenzierte Eiklarzellen mit ihrer grossen Vakuole. Das restliche Eiklar wird auf diese Weise bis zur 9. postembryonalen Woche vollständig abgebaut. Die kleinen, am 9. Embryonaltag entstandenen Zellen zerfallen zwischen dem 5. und 8. Postembryonaltag. Das Auswachsen der prospektiven Mitteldarmdrüsenepithelien bei den beiden Magenöffnungen setzt präzis am 6. Embryonaltag ein. Auf topographische Veränderungen, die in der Normentafel verfolgt werden können und auch eingangs erwähnt wurden, sei an dieser Stelle nicht mehr eingegangen;

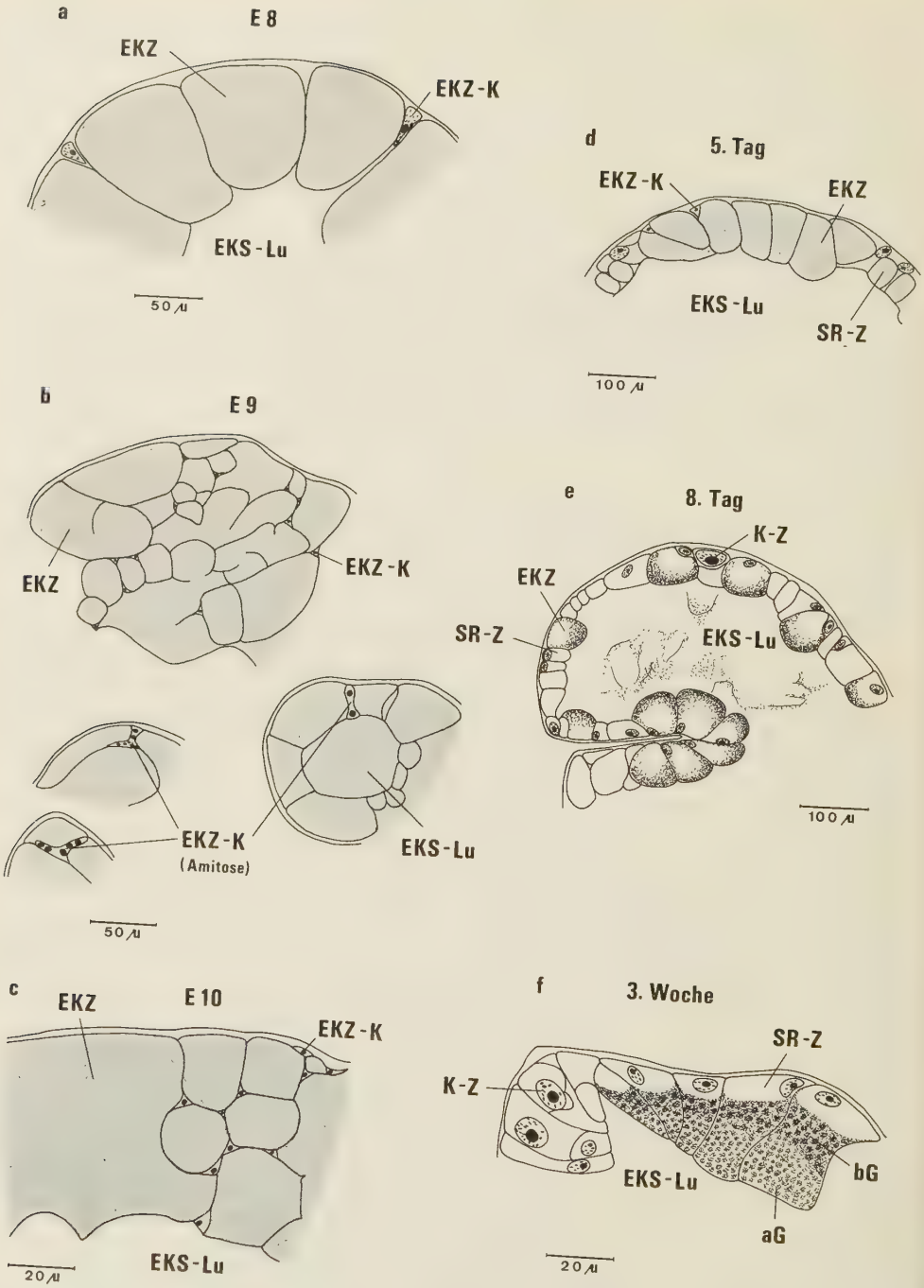

Abb. 22.
Epithelialisierungsprozess des Eiklarsacks zu adultem Mitteldarmdrüsenepithel vom Embryonalstadium E8 bis zur 3. Postembryonalwoche.
Frontalschnitte des Eiklarsacks.

doch sei betont, dass den auswachsenden Mitteldarmdrüsenepithelien anfangs auch eiklarverdauende Funktion zukommt.

Das grossflächige und das kleinflächige Mitteldarmdrüsenepithel machen eine identische Differenzierung zur definitiven Struktur durch. Die im folgenden geschilderten Veränderungen zum definitiven Mitteldarmdrüsenepithel gelten deshalb für alle diese Zonen. Dieses besteht beim Stadium E6 aus dicht gedrängten, hochprismatischen Zellen, die auch für den Magen typisch sind. Das Cytoplasma ist regelmässig in den Zellen verteilt (Abb. 23*a*). Das Stadium E7 verfügt schon über mit Eiklar gefüllte apikale Vakuolen, die sich gleichmässig mit Benzopurpurin anfärben (Abb. 23*b*). Tags darauf liegt das Eiklar in den Vakuolen nicht mehr kompakt, sondern fein tröpfchenförmig vor. Eine starke Vergrösserung des Zellumfangs ist am 9. Fmbryonaltag zu beobachten. Die Vakuolen sind stark angeschwollen, das darin enthaltene Eiklar aber wieder schwach und regelmässig angefärbt (Abb. 23*c*). Bis zum Schlüpfen ist die nun beginnende Differenzierung zur definitiven Mitteldarmdrüsenstruktur abgeschlossen (Abb. 23*d*, *e*). Das Schlüpfstadium erlaubt eine klare Gliederung in SR-Zellen, Kalkzellen und Ersatzzellen. Die adult typischen, gestaffelten Granulabänder der SR-Zellen fehlen noch. Im Vergleich zu den Bloch'schen Angaben fällt auf, dass in ihren Beschreibungen die Epithelübergangsstadien vom 6. bis zum 9. Embryonaltag mit der einfachen Vakuole in jeder Zelle fehlen. Es ist unklar, warum nach ihrer Aussage das Mitteldarmdrüsenepithel direkt die für die Adultform typischen Zellen ausbilden soll. Bezüglich des Schlüpfstadiums stimmen die Bloch'schen Angaben mit den hier vertretenen überein. Auch Bloch ist der Ansicht, dass dem Mitteldarmdrüsenepithel beim Schlüpfen zuerst eiklarverdauende Funktion obliegt. In den länglichen SR-Zellen über den basalen Kernen fallen sofort die mittelgrossen Eiklartröpfchen auf. Die Kalkzellen sind an der Eiklarresorption unbeteiligt.

Das Mitteldarmdrüsenepithel der drei Wochen alten Schnecke weist in den SR-Zellen die von Bloch und Weiss *(Deroceras)* schon beobachteten 2 Sorten Granula auf: 1. schwächer angefärbte Granula, die eventuell gleichbedeutend mit den „clear granules" von Rosenbaum und Ditzion (1963), oder den „apical vacuoles" von Sumner (1965), sind; 2. die als „grüne Granula" bezeichneten Einschlüsse. In der fünften postembryonalen Woche treten zusätzlich noch kleine gelbe haufenförmig konzentrierte Granula auf.

Zusammenfassend sei festgestellt, dass die Eiklarzellen entgegen Bloch nicht zerfallen, sondern eine gewebliche Transformation durchlaufen (vgl. pg. 745/749). Diese geht nicht an allen Stellen des Eiklarsacks gleich schnell voran. Die auswachsenden Mitteldarmdrüsenepithelien umwachsen nicht den Eiklarsack (Bloch), sondern überdecken nur die Eiklarsacklumina und stossen an die Eiklarzellen an. Diese direkt berührten Eiklarzellen sind die ersten, die sich geweblich zu transformieren beginnen.

Abb. 23.

Ausbildung und gewebliche Transformation des Mitteldarmdrüsenepithels zu den verschiedenen Zellformen der Mitteldarmdrüse im Laufe der embryonalen Entwicklung. Frontalschnitte des Mitteldarmdrüsenepithels.

WEISS (1968) hat bei den Limaciden festgestellt, dass in der zweiten embryonalen Entwicklungsperiode ein linkes und ein rechtes Mitteldarmdrüsenepithel aus dem Magen auswachsen. Das linke Epithel tritt mit dem Eiklarsack in Verbindung, das rechte entwickelt sich selbständig. Beide Epithelien bauen zuerst Eiklarvakuolenzellen auf. Die Eiklarsackzellen beginnen sich postembryonal geweblich zu transformieren.

Die Limaciden und *Limnaea* lassen, wenn von der unterschiedlichen Zuordnung der Mitteldarmdrüsenepithelien zum Eiklarsack abgesehen wird, identische Phasen, die zur definitiven Struktur der Mitteldarmdrüse führen, erkennen. Nach den Angaben von GHOSE (1962), die unbedingt erneut zu überprüfen sind, soll *Achatina* einen rein transitorischen Eiklarsack besitzen. Zwei vom Magen ausgehende Mitteldarmdrüsenepithelien umwachsen den Eiklarsack und resorbieren die Eiklarzellen. GHOSE's Befunde schwächen vorläufig noch die naheliegende Vermutung ab, dass es sich beim Eiklarsack der Stylo- und Basommatophoren um homologe Bildungen handelt.

FIORONI-PORTMANN (1968) haben bei *Fusus* (Prosobranchier) beobachtet, dass die aus dem Magen auswachsenden zwei Mitteldarmdrüsenepithelien schon frühzeitig adulttypische SR—Zellen aufweisen. Die Eiklarzellen von *Fusus* durchlaufen keine gewebliche Transformation. FIORONI-PORTMANN (1968) sprechen von einer Reduktion der Eiklarzellen auf Kosten der allseitig vorwachsenden Resorptionszellen. Somit kann für die Pulmonaten und Prosobranchier nur in Bezug auf den Abbau des Eiklars unter Beteiligung von topographisch der definitiven Mitteldarmdrüse entsprechenden Darmteile eine prinzipielle Übereinstimmung festgestellt werden.

F. DISKUSSION

I. Organogenese von Limnaea stagnalis im Vergleich zu den übrigen Pulmonaten

Physa besitzt auf Grund der Angaben von WIERZEJSKI (1905) und RAVEN (1958) ein mit Cilien besetztes einreihiges Velum mit 13—14 Zellen, wobei über beiden Enden zwei enorm entwickelte Trochoblasten ihren Platz einnehmen. *Planorbis* weist laut RABL (1875) ein zweireihiges Velum ohne Cilien auf. Eine genaue Zellangabe liegt im Gegensatz zu HOLMES, der bei der amerikanischen *Planorbis trivolvis* 11 Zellen festgestellt hat, nicht vor. Bei *Helix* (MEISENHEIMER, 1912) ist das Velum minimal ausgebildet, was nach GHOSE (1963) auch für die bewimperte Anlage von *Achatina* zutrifft. *Limax*, *Arion* und *Agriolimax* besitzen nach CARRICK (1938), MEISENHEIMER (1898) u.a. kein Velum mehr. Das Velum von *Limnaea* wurde erstmals von LANKESTER (1874) gefunden, und RAVEN (1946*b*) gibt präzisierend an, dass eine Zellreihe mit grossen Trochoblasten über deren Ende vorliegt. Unsere Untersuchungen haben gezeigt, dass das einreihige Velum von *Limnaea* aus 16 Zellen besteht. Damit differiert die Zellzahl von *Physa* und *Limnaea* nur wenig.

Über die Genese der Pulmonaten-Urniere existieren die drei nachfolgenden Auffassungen: MEISENHEIMER (1899), FOL (1879/80), WOLFSON (1880), JOURDAIN

(1884) und BOETTGER (1944) vertreten die ektoblastische Herkunft. VON ERLANGER, 1881 *(Planorbis)* und CARRICK, 1938 *(Agriolimax)* erwähnen die Ekto-Mesoblastabstammung, wobei der ausführende Kanal ektoblastischen Ursprungs sein soll. Für GHOSE, 1963 *(Achatina)*, WIERZEJSKI, 1905 *(Physa)* und RABL, 1875 *(Planorbis)* besteht kein Zweifel an der rein mesoblastischen Genese. Die Urniere entsteht nach den vorliegenden Untersuchungen rein mesodermal.

Auch die Herkunft der definitiven Niere ist umstritten. WIERZEJSKI, RABL und GHOSE befürworten eine mesoblastische Genese. MEISENHEIMER tendiert auf eine ektoblastische Abstammung. Die definitive Niere von *Limnaea* entsteht zur Hauptsache mesodermal. Nur der ausführende Porus wird vom ektodermalen Lungenhöhlenepithel gebildet.

Die von LEREBOULLET (1862) entdeckten und von ihm als nervöse Elemente gedeuteten Nuchalzellen haben in Bezug auf ihre Funktion und Herkunft verschiedene Ansichten aufkommen lassen. WIERZEJSKI (1905), BLOCH (1938) und GHOSE (1963) schreiben den Nuchalzellen exkretorische Funktion zu. LANKESTER (1874) sieht darin die Anlage der Cerebralganglien und WOLFSON (1880) das Embryonalgehirn. Die Funktion bleibt FOL (1879/80), RANJAH (1942) und RABL (1875) unklar. Über die Herkunft schweigen sich die meisten Verfasser aus. Einzig FOL und VON ERLANGER vertreten die ektoblastische und WIERZEJSKI, BLOCH und GHOSE die mesoblastische Genese. Die Nuchalzellen entstehen bei *Limnaea* rein mesodermal. Vermutlich üben sie eine exkretorische Funktion aus. Es sei betont, dass entgegen BLOCH's Angaben am 7. Embryonaltag nicht alle Nuchalzellen bei der Apikalzone austreten. Bei 6269 bis zum Schlüpfmoment beobachteten Embryonen trat im Maximum nur ein Drittel des Nuchalzellbestandes aus. Die restlichen zwei Drittel atrophieren später in der Nackengegend. ARNI (in Vorbereitung), der Schlüpfstadien von Land- und Süsswasserpulmonaten vergleichend-morphologisch untersucht, ist unabhängig zum selben Ergebnis gekommen. Abschliessend sei beigefügt, dass auf Schnitten von drei Wochen alten Schnecken noch Nuchalzellen auftreten.

Bis auf MEISENHEIMER (1898), VAN BENEDEN und WINDISCHMANN (1841), die für *Limax* die Ektoblastabstammung unterstreichen, sind sich alle Forscher einig, dass Herz und Perikard mesoblastischen Ursprungs sind. Unstimmigkeiten bestehen nur darüber ob das Herz oder das Perikard zuerst, oder beide gleichzeitig gebildet werden, wie dies GHOSE (1963*b*) bei *Achatina* festgestellt hat. Für MEISENHEIMER, VAN BENEDEN und WINDISCHMANN (alle *Limax*), LEREBOULLET *(Limnaea)* und FOL (Wasserpulmonaten) ist die Herzentwicklung vor der Ausbildung des Perikards abgeschlossen. Die vorliegenden Untersuchungen bestätigen für *Limnaea* diese Ansicht.

In der ganzen Pulmonaten-Literatur kann übereinstimmend festgestellt werden, dass der gesamte Ganglienkomplex ektoblastischer Herkunft ist (GHOSE (1963*a*), WIERZEJSKI (1905), SCHMIDT (1895), HENCHMANN, FOL (1879/80), RABL

(1875), MEISENHEIMER (1898), RAVEN (1958), RÉGONDAUD (1961*b*)). Auch *Limnaea* bildet keine Ausnahme. MEISENHEIMER gibt für *Limax* an, dass die Pedalganglien zuerst vollständig ausgebildet seien und dehnt diese Aussage auf alle Pulmonaten aus. Für *Limnaea* trifft diese Feststellung nicht zu, weil die Cerebralganglien den Pedalganglien in der Entwicklung voraus sind.

MEISENHEIMER, RABL, WIERZEJSKI und RAVEN schildern für die Entstehung der Augen Ektodermeinsenkungen mit anschliessender Abschnürung. FOL spricht bei den Basommatophoren von einer Abspaltung vom Ektoderm. An der Linsenbildung sind bei den einen Autoren nur die sekretionsfähigen Pigmentzellen der Retina, bei den andern Autoren zusätzlich die Zellen der Zona pellucida interna beteiligt. Die Augenbläschen von *Limnaea* entstehen auf Grund der vorliegenden Untersuchungen durch Ektodermeinsenkung mit anschliessender Abschnürung. Die Pigmentzellen der Retina und die Zellen der Zona pellucida interna bilden durch gemeinsame Sekretabgabe in den Augenbecher die Linse.

MEISENHEIMER, 1898 *(Limax)* und RÉGONDAUD, 1964 *(Limnaea)* beschreiben für die Entstehung der Lungenhöhle eine Einstülpung des Ektoderms. Die Einrollung des Mantels beim Schalenrand zur Bildung der Mantelhöhle erfolgt unabhängig zu einem späteren Zeitpunkt. Es muss betont werden, dass die Lungenhöhle und die Mantelhöhle in keiner Beziehung zueinander stehen. Die diesbezüglichen Angaben von RÉGONDAUD können bestätigt werden. Die Lungenhöhle der Pulmonaten ist damit auf keinen Fall mit der Mantelhöhle der Prosobranchier zu homologisieren.

Bei *Limnaea* (BLOCH, 1938), *Planorbis* (RABL, 1875), *Limax* (MEISENHEIMER, 1898), *Deroceras* (WEISS, 1968) und *Achatina* (GHOSE, 1962*b*) entsteht die Radula als ektoblastische ventrale Ausstülpung des Mundhöhlenbodens, die sich sukzessive in die Länge zieht. Bei *Physa* (WIERZEJSKI, 1905) entsteht durch Zellproliferation an der gleichen Stelle ein traubenförmiger Zellpfropf, in dem sekundär eine Lumenbildung erfolgt. Der Kiefer entsteht bei allen Pulmonaten in der Grenzregion zwischen Mundhöhle und Pharynx durch eine chitinöse Abscheidung aus den Ektodermzellen. Die bisherigen *Limnaea* betreffenden Literaturangaben über die Radulabildung und Kieferbildung können bestätigt werden.

Der ektodermal entstandene Ösophag von *Limnaea* ist wie bei *Planorbis* (RABL), *Limax* (MEISENHEIMER) und *Deroceras* (WEISS) anfangs kurz und von gedrungenem Aussehen. Frühzeitig, mit dem Auswachsen des Oesophags, bildet sich der cilientragende, dorsale Längswulst aus. Die Cilien dienen dem embryonalen Nährstofftransport.

Bei *Limnaea* (BLOCH), *Physa* (WIERZEJSKI), *Limax* (MEISENHEIMER), *Achatina* (GHOSE) entstehen die Speicheldrüsen am 7. Embryonaltag als Ausstülpungen des Buccalteils der Mundhöhle. Anschliessend erfolgt die Verlängerung dem Oesophag entlang und die Bildung der Blindsäcke.

Bei *Limnaea*, *Planorbis* und *Physa* liegt nach BLOCH, RABL und WIERZEJSKI im späten Gastrulastadium eine Zweigliederung des entoblastischen Mitteldarms vor. Die kleinzellige Darmplatte, welche die caudale Archenteronwandung bildet, besteht aus prismatischen oder zylindrischen Zellen. Der Urdarm hat sich im caudalen Abschnitt nicht zu Eiklarzellen ausdifferenziert. Als Zweites fallen rundliche oder polygonale, ebenfalls aus dem Urdarm entstandene Eiklarzellen auf, die weniger zahlreich, aber bedeutend grösser sind und die Gastralhöhle umgeben. Alle Eiklarzellen zusammen bilden den Eiklarsack. Von der kleinzelligen Darmplatte wachsen schon sehr früh äquatorial rechts und links je ein schmales Epitel um die bis zu diesem Zeitpunkt von Eiklarzellen eingeschlossene Gastralhöhle und vereinigen sich mit dem Oesophag. Das Umwachsen der Gastralhöhle bedeutet gleichzeitig ein Unterwachsen von Eiklarzellen. Auf diese Weise ist nach BLOCH, RABL und WIERZEJSKI die Magenwandung mit zwei Öffnungen entstanden. Bei *Limnaea* (BLOCH), *Planorbis* (RABL), *Physa* (WIERZEJSKI) wächst im zweiten Drittel der Embryonalperiode bei jeder Magenöffnung ein prospektives Mitteldarmdrüsenepithel aus. Diese Epithelien teilen den Eiklarsack in zwei ungleich grosse Säcke. Eine Angliederung des ganzen Eiklarsacks zum linken Mitteldarmdrüsenepithel und die autonome Entwicklung des rechten Epithels erfolgt bei *Limax* (MEISENHEIMER) und *Deroceras* (WEISS). RABL *(Planorbis)*, MEISENHEIMER *(Limax)*, WIERZEJSKI *(Physa)*, FOL (Wasserpulmonaten) und WEISS *(Deroceras)* sind der Ansicht, dass der Eiklarsack einen Epithelialisierungsprozess zu adultem Leberepithel durchmache. BLOCH, WOLFSON und LANKESTER (alle *Limnaea*) und GHOSE *(Achatina)* vertreten dagegen die Auffassung, dass die bei den zwei Magenöffnungen ausgewachsenden Mitteldarmdrüsenepithelien den Eiklarsack ganz umwachsen und vor dem Schlüpfen sämtliche Eiklarzellen resorbieren. — Auf Grund der vorliegenden Untersuchungen unterwachsen die schmalen, von der kleinzelligen Darmplatte gebildeten Magenepithelien entgegen BLOCH den Eiklarsack nicht äquatorial rechts und links, sondern rechts dorsal und links ventral medial. Die beiden Eiklarsäcke werden nie von den Mitteldarmdrüsenepithelien umwachsen und ihre Eiklarzellen nicht resorbiert. Beim Stadium E4 dringt Eiklar vom Mitteldarmlumen her durch die beiden Magenöffnungen und drängt die Eiklarzellen nach aussen. So entstehen zwei Eiklarsacklumina. Diese Lumina, aber keine einzige Eiklarzelle, werden von den Mitteldarmdrüsenepithelien überdeckt. Die Epithelien stossen nur an die nächstliegenden Eiklarzellen an. Die Eiklarzellen selbst durchlaufen eine gewebliche Transformation und werden zu adulttypischen Mitteldarmdrüsenzellen (SR-Zellen). Beim Vergleich von Basommatophoren und Stylommatophoren fällt auf, dass die auswachsenden Mitteldarmdrüsenepithelien und der Eiklarsack nicht in gleicher Beziehung zueinander stehen. Trotzdem muss die übereinstimmende mehrphasige Morphogenese des Mitteldarmkomplexes hervorgehoben werden.

Nach MEISENHEIMER entsteht bei *Limax* der Enddarm aus einer Ektodermein-

stülpung, die einwächst, sich abschnürt und daraufhin die Verbindung mit dem entodermalen Mitteldarm eingeht. WIERZEJSKI ist der Auffassung, dass bei *Physa* der Enddarm mesodermal entstanden ist. RABL und GHOSE treten klar für die entoblastische Genese ein, wobei RABL *(Planorbis)* von einer entoblastischen Ausstülpung aus dem Mitteldarm überzeugt ist. Auch GHOSE hat bei *Achatina* eine Zellproliferation von der kleinzelligen Darmplatte beobachtet. Der Durchbruch vom Magen zum Enddarm erfolgt später. Der Darmdurchbruch wird für *Limnaea* (BLOCH), *Deroceras* (WEISS) und *Achatina* (GHOSE) als im letzten embryonalen Drittel erfolgend angegeben. WIERZEJSKI verlegt ihn bei *Physa* auf postembryonale Tage. Analzellen besitzen *Physa* (WIERZEJSKI) und *Limnaea* (RAVEN). Der Enddarm entsteht nach den vorliegenden Untersuchungen gleich wie bei *Achatina*. Auch das Öffnen vom Magen- zum Enddarmlumen verläuft analog. Der Darmdurchbruch erfolgt am 7. Embryonaltag. An der Bildung der Ausführöffnung hat das Ektoderm nur durch die Analzellen Anteil. Der Enddarm ist somit weitgehend entodermalen Ursprungs.

FOL (1879/80) spricht die Schalendrüse als „invagination préconchylienne", BOBRETZKY (1877) als „Schalengrube" und LEREBOULLET (1862) als „tube rectal" an. Auch RABL, 1875 *(Planorbis)*, TIMMERMANNS, 1969 und RAVEN, 1958 (beide *Limnaea*) schildern eine Ektodermverdickung und die darauffolgende Invagination, welche bald von einer Streckungsphase (=Evagination) abgelöst wird. RABL und RAVEN können bestätigt werden.

Die Genese des Geschlechtsapparates ist für *Limnaea* von EISIG (1869), KLOTZ (1889) und FRASER (1946) schon sehr genau untersucht worden. Diese Autoren stellen fest, dass die Entwicklung des Geschlechtsapparates in der späten Embryonalperiode einsetzt, aber bis zum Schlüpfmoment noch nicht abgeschlossen ist. Nach EISIG entwickeln sich Penis, Oviduktanlage und Zwitterdrüse aus drei gesonderten Anlagen. Der Penis legt sich selbständig am caudalen Rand des rechten Tentakels als Ektodermeinstülpung an. Die Oviduktanlage und die Zwitterdrüse entstehen mesodermal. Die Oviduktanlage tritt rechts vom Oesophag, die Zwitterdrüse ventral rechts vom Magen, vor dem Eiklarsack auf. Nach EISIG's Angaben teilt sich die kurze Oviduktanlage, nachdem sich der von der Zwitterdrüse auswachsende Spermiovidukt mit ihr vereinigt hat, in Uterus und Prostata. Der Vas efferens, welcher die Prostata und den Penis verbindet, wird vom letzteren gebildet. KLOTZ bestätigt prinzipiell EISIG's Angaben. Nach seinen Beobachtungen ist die Oviduktanlage an der Bildung des Zwitterganges mitbeteiligt. FRASER hat die gleichen Beobachtungen wie EISIG und KLOTZ gemacht. Die vorliegenden Untersuchungen bestätigen EISIG's Beobachtungen, dass die Zwitterdrüse allein für die Bildung des Spermiovidukts zuständig ist. Im Schlüpfmoment sind die drei bereits genannten Anlagen (Penis, Oviduktanlage, Zwitterdrüse) vorhanden. Die Entwicklung des Geschlechtsapparates ist postembryonal nach 1½ Monaten abgeschlossen.

II. Allgemeine embryologische Kriterien

1. *Metamorphose*

Nach der Ontogeneseklassierung von Geigy-Portmann (1941) ist jede Metamorphose als mit einem Formwechsel verknüpfter Prozess durch das Vorkommen von auf Embryonalstadien folgende, als „Larven" zu bezeichnende Entwicklungsstufen charakterisiert. Diese unterscheiden sich von den ersteren durch besondere transitorische „Larvalorgane"; deren Funktion fällt in diese Entwicklungsperiode. Jede Metamorphose umfasst den Abbau larvaler, den Neuaufbau adulter und das Weiterbestehen von larvo-adulten Organen. Die für die Gastropoden typische indirekte Entwicklung, welche mit einer Metamorphose verknüpft ist, läuft während der ganzen Embryonalperiode von *Limnaea stagnalis* innerhalb der Eihüllen ab. Für die Embryonalzeit werden rein transitorische Organe angelegt (dorsaler Cilienwulst im Oesophag, Urniere, Velum, Nuchalzellen, Kopfblase), die nach Erfüllung ihrer larvalen Funktion wieder verschwinden. Fioroni betont in seiner umfassenden Prosobranchierarbeit (1966), entgegen der Ansicht Carrick's (1938), dass die Baso- und Stylommatophoren weniger ausgeprägt als die marinen Prosobranchier ebenfalls einen Metamorphoseprozess durchmachen, da diverse larvale Organe ausgebildet werden und auch der Schlüpfzustand nicht der Adultform entspricht (vgl. auch Fioroni, 1967, 1968, 1970). Die vorliegenden Verhältnisse bei *Limnaea* und auch *Deroceras* (Weiss) bestätigen Fioroni's Formulierung. Im Zeitpunkt des Schlüpfens sind bis auf die Nuchalzellen alle transitorischen Organe vollständig abgebaut worden. Die Entwicklung der Mitteldarmdrüse (Leber) und des Geschlechtsapparates ist freilich noch nicht abgeschlossen. Zudem weist auch *Limnaea* im Schlüpfmoment die avertebratentypische positive Allometrie des Nervensystems auf (vgl. p. 749).

2. *Kaenogenese*

Kaenogenesen oder umwegige Entwicklungen (Nauck, 1931) führen trotz einem abgewandelten Ontogeneseablauf zu ähnlichen Adultstadien. Solche Geneseabwandlungen sind für die Mollusken besonders typisch. Das günstigste Beispiel stellen die Gastropoden dar. Leider sind bis heute vorwiegend die Verhältnisse bei den Prosobranchiern eingehend untersucht worden (vgl. z.B. Fioroni, 1966 ff.). Die Pulmonaten sind sicher gleichermassen interessant. Von den Basommatophoren zu den Stylommatophoren ist eine Reduktionstendenz des Velums festzustellen (vgl. p. 761). Die Kopfblase, speziell bei den Land-Stylommatophoren (die sich auch durch eine umfangreiche Fussblase auszeichnen) ist viel stärker entwickelt als diejenige der Basommatophoren. Bei den Basomma-

tophoren entsteht aus dem Urdarm ein Eiklarsack, der ausgenommen caudal, die ganze Gastralhöhle umschliesst und Eiklar verarbeitet. Bei den Stylommatophoren bildet nur der cephale Abschnitt des Urdarms seitlich und dorsal Eiklarzellen aus. Der auf diese Weise entstandene Eiklarsack beginnt sich dorsal nach cephal in die grosse Kopfblase vorzuwölben. Der Eiklarsack ist, wie Bloch (1938) schon erwähnt hat, eine kaenogenetische Bildung. Er darf auf Grund der vorliegenden Untersuchungen aber auf keinen Fall als echtes Larvalorgan von transitorischem Charakter (Bloch) bezeichnet werden. Der Eiklarsack ist ein partielles Larvalorgan (Fioroni, 1970a).

3. *Mehrphasige Morphogenese*

Eine mehrphasige Histogenese manifestiert sich in der Morphogenese der Mitteldarmdrüse von *Limnaea*. Die bei den beiden Magenöffnungen auswachsenden prospektiven Mitteldarmdrüsenepithelien bilden in einer ersten Phase Eiklarvakuolenzellen aus, die an der Verarbeitung von aufgenommenem Eiklar mitbeteiligt sind. In einer zweiten Phase differenzieren sich die Eiklarvakuolenzellen der Epithelien unter geweblicher Transformation zu SR-Zellen aus.

Die Eiklarzellen der beiden Eiklarsäcke durchlaufen sogar drei Phasen. In einer ersten Phase (bis zum 9. Embryonaltag) nehmen die Eiklarzellen unablässig Eiklar auf. Während der zweiten Phase (9. Embryonaltag bis Schlüpfmoment) teilen sich die Eiklarzellkerne der in der Nähe der auswachsenden Mitteldarmdrüsenepithelien befindlichen Eiklarzellen amitotisch. An diese Kernteilung schliesst die Zellteilung an, wobei apikal sehr kleine transitorische Zellen entstehen. Die Eiklarzellen werden so verkleinert und anschliessend durch gewebliche Transformation (= dritte Phase) bis zum 8. Postembryonaltag zu Mitteldarmdrüsenzellen umgewandelt.

Die übrigen Eiklarzellen, welche von der Amitose nicht betroffen wurden, durchlaufen nur zwei Phasen. In der ersten nehmen sie wie die übrigen Eiklarzellen Eiklar auf. In der zweiten reduzieren sie sukzessive ihren Umfang und weisen am 8. Postembryonaltag ebenfalls die adulttypische Mitteldarmdrüsenstruktur auf. Der definitive entodermale Darm ist damit ein Mosaik auch phasig unterschiedlich verlaufender Morphogenesen.

4. *Gewebliche Transformation*

Schon Weiss (1968) konnte für die *Limaciden* und *Arioniden* zeigen, dass die Eiklarzellen geweblich transformiert werden. Die vorliegende Arbeit unterstreicht deutlich, dass auch der Eiklarsack von *Limnaea* einen Epithelialisierungsprozess durchläuft. Ghose (1962*b*) gibt für *Achatina* einen Zerfall des Eiklarsacks an. Diese Aussage muss aber unbedingt erneut überprüft werden. Die Angaben

GHOSE's lassen in Bezug auf das Schicksal des Eiklarsacks aller Pulmonaten vorerst noch keine allgemeinen Schlussfolgerungen zu. Für die Gastropoden allgemein muss freilich hervorgehoben werden, dass die definitive Mitteldarmdrüse immer am Abbau des Eiklars beteiligt ist, und die Eiklarsäcke (bzw. Nährsäcke) topographisch immer der definitiven Mitteldarmdrüse entsprechen.

5. *Abbau*

Bei *Limnaea* werden während der Embryonalperiode diverse Larvalorgane (Eiklarsack, Velum, dorsaler Cilienwulst im Oesophag, Urniere, Nuchalzellen, Kopfblase) angelegt. Ein Larvalorgan bleibt nach Ablauf seiner Funktionsperiode entweder erhalten, indem es eine gewebliche Transformation — meistens zu kleinzelligem Epithel — durchmacht (Eiklarsack, Kopfblase) oder aber es wird vollständig abgebaut. Im letzten Fall kann das sich abbauende Larvalorgan durch definitives Epithel ersetzt werden (z.B. Velum, dorsaler Cilienwulst) oder die Atrophierung erfolgt autonom (Urniere, Nuchalzellen). In beiden Fällen erfahren die Zellen des Larvalsorgans eine Dedifferenzierung (= Nekrose). Damit ist erneut der Nachweis erbracht worden, dass die Dedifferenzierung als normaler morphogenetischer Prozess vorkommt (vgl. z.B. GLÜCKSMANN, 1965).

G. ZUSAMMENFASSUNG

1. Die vorliegende für eine Entwicklungsnormtemperatur von 25° C aufgestellte Normentafel ist in 10 Stadien (E2-E11) gegliedert. Sie umfasst die Organogenese von der späten Gastrula (E2) bis zum Schlüpfmoment und stellt eine Ergänzung zur Darstellung der Frühentwicklung von RAVEN (1946*a*, 1946*b*) dar. Das zeitliche Auftreten der Organe ist auf Tabelle I (p. 751) dargestellt.

2. Die bis anhin sehr umstrittene BLOCH'sche Ansicht der Mitteldarmdrüsengenese ist widerlegt worden. Der Eiklarsack wird entgegen BLOCH (1938) nicht von den zwei aus dem Magen auswachsenden Mitteldarmdrüsenepithelien umwachsen und resorbiert. Die Eiklarzellen durchlaufen vielmehr eine gewebliche Transformation zu adulten Mitteldarmdrüsenepithel. Der Eiklarsack stellt somit entgegen BLOCH kein echtes, sondern nur ein partielles Larvalorgan dar.

3. Drei zusätzlich neue Beobachtungen sind hervorzuheben. Die Protonephridien von *Limnaea stagnalis* sind rein mesodermale Gebilde. Nur ein Drittel der Nuchalzellen tritt in der späten Embryonalperiode im Gebiet der Kopfblase aus. Das Muskelepithel des Magens entsteht nicht mesodermal; die kleinzellige Darmplatte bildet gleichzeitig das Zylinder- und das Muskelepithel des Magens aus.

4. Die Schlüpfstadien der Gastropoden sind nur äusserlich adultähnlich. Der ganze Ganglienkomplex weist eine avertebratentypische, starke positive Allometrie auf. Der Epithelialisierungsprozess des Eiklarsacks zur adulten Mitteldarmdrüse ist noch in vollem Gang und wird erst am achten Postembryonaltag abgeschlossen. Die Degeneration der Nuchalzellen erstreckt sich bis in die dritte Postembryonalwoche hinein. Der Geschlechtsapparat liegt im Schlüpfmoment erst in drei noch undifferenzierten Anlagen (Penis, Ovidukt, Zwitterdrüse) vor; *Limnaea* ist 1½ Monate nach dem Schlüpfen geschlechtsreif.

Résumé

1. La présente planche standardisée est divisée en 10 phases (E2-E11). La température standardisée du développement fait 25° C. La planche standardisée contient l'organogenèse de la Gastrula (E2) jusqu'à l'éclosion et elle présente un supplément au développement précoce décrit par Raven (1946*a*, 1946*b*). L'apparition temporelle des organes est présentée sur le tableau I (p. 751).

2. L'opinion très discutée jusqu'ici de Bloch (1938) concernant la genèse de la glande hépatique a été démentie. Le sac nourricier, contraire à Bloch, n'est pas absorbé par les deux épithéliums de la glande hépatique qui sont formés de l'estomac. Les cellules d'accumulation changent plutôt par une transformation en glande hépatique adulte. Par conséquent le sac nourricier, contraire à Bloch, ne présente pas un véritable organe larvaire mais un organe larvaire partiel.

3. Il est nécessaire de mettre en évidence trois observations nouvelles. Les reins larvaires de *Limnaea stagnalis* sont des produits véritablement mésodermals. Seulement un tiers des cellules nucales sortent dans la seconde moitié de la période embryonnaire dans la région du vésicule céphalique. L'épithélium musclé de l'estomac n'est pas d'origine mésodermal; la région de l'intestin aplati avec ses petites cellules forme en même temps l'épithélium cylindrique et musclé de l'estomac.

4. Au moment de l'éclosion, les gastéropodes ne ressemblent que par l'habitus aux adultes. Tout le complexe nerveux présente la forte allométrie positive qui est typique pour les invertébrés. Le procès où le sac nourricier reçoit la structure adulte de la glande hépatique bat son plein et termine huit jours après l'éclosion. La dégénération des cellules nucales s'étend à la troisième semaine après l'éclosion. Au moment de l'éclosion n'existent que trois parties de l'appareil génital (pénis, oviducte, glande hermaphrodite). La puberté de *Limnaea stagnalis* se manifeste un mois et demi après l'éclosion.

Summary

1. This paper presents a standard-table which is divided in 10 phases. The standard temperature of the development is 25° C. The standard-table gives the organogenese from the late gastrula-state (E2) to hatching and represents a supplement to the early development described by Raven (1946*a*, 1946*b*). The temporal appearance of the organs is presented on the tab. I ((p. 751).

2. The very discussible opinion of Bloch (1938) concerning the genese of the digestive gland has been refuted. Against Bloch the nutritive sac isn't absorbed by the two epitheliums of the digestive gland which are formed by the stomach. The cells of the nutritive sac rather pass a textural transformation to the adult digestive gland. Against Bloch the nutritive sac presents no real larval organ but a partial larval organ.

3. There must be shown off three new observations. The larval nephridia of *Limnaea stagnalis* are pure mesodermal built. Only one third of the nuchal-cells treads out near the head vesicle in the second half of the embryonic period. The muscle-epithelium of the stomach has no mesodermal origin; the little-celled gut-plate formes in the same time the cylindrical and the muscle-epithelium of the stomach.

4. In the moment of hatching the gastropods are only adult-like on the face of it. All the complex of the nervous system shows the intense positive allometry which is typical for the invertebrates. The process which formes the nutritive sac to the adult structure of the digestive gland goes on and is finished eight days after hatching. The degeneracy of the nuchal-cells extends to the third week after hatching. In the moment of hatching exist only three parts of the sexual apparatus (penis, oviduct, hermaphrodite gland). The puberty of *Limnaea stagnalis* manifests one month and a half after hatching.

H. LITERATURVERZEICHNIS

Baldwin, E. 1935. *The energy sources in ontogenesis. VIII. The respiratory quotient of developing gastropod eggs.* J. exp. Biol. 12, 27-35.

Bloch, S. 1938. *Beitrag zu Kenntnis der Ontogenese von Süsswasserpulmonaten mit besonderer Berücksichtigung der Mitteldarmdrüse.* Rev. suisse Zool. 45: 157-220.

Bluemink, J. G. 1967. *The subcellular structure of the blastula of Limnaea stagnalis L. (Mollusca) and the mobilisation of the nutrient reserve.* Diss. Utrecht („Bronder-Offset", Rotterdam).

Bobretzky, M. 1877. *Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden.* Arch. mikrosk. Anat. 13: 95-169.

Boettger, C. R. 1944. *Basommatophora. Die Tierwelt der Nord- und Ostsee.* IX b_2, Leipzig.

BRETSCHNEIDER, L. H. 1948. *The mechanism of oviposition in Limnaea stagnalis L.* Proc. K. ed. Akad. Wet. 51: 616-626.

— and Chr. P. RAVEN, 1954. *Structural and topochemical changes in the egg cells of Limnaea stagnalis during oogenesis.* Arch. néerl. Zool. 10: 1-30.

BUETSCHLI, O. 1877. *Über Paludina vivipara.* Z. wiss. Zool. 29: 216-231.

CARRICK, R. 1938. *The life-history and development of Agriolimax agrestis L., the grey field slug.* Trans. Roy. Soc. Edinb. 59: 563-597.

EISIG, H. 1869. *Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane von Limnaea stagnalis L.,* Z. wiss. Zool. 19: 297-321.

ELBERS, P. F. and J. G. BLUEMINK, 1960. *Pinocytosis in the developing egg of Limnaea stagnalis.* Ex. Cell. Res. 21: 619-621.

ERLANGER, R. von. 1891. *Zur Entwicklung von Paludina vivipara.* I. und II. Teil, Morph. Jb. 17: 337-379, 636-677.

FIORONI, P. 1965. *Zur embryonalen Entwicklung und zu Schlüpfzustand von zwei mediterranen Nassa-Arten.* Rev. suisse Zool. 72: 543-568.

— 1966. *Zur Morphologie und Embryogenese des Darmtraktes und der transitorischen Organe bei Prosobranchiern (Mollusca, Gastropoda).* Rev. suisse Zool. 73: 621-876.

— 1966*a*. *Quelques aspects de l'embryogenèse des Prosobranches (Mollusca, Gastropoda).* Vie Milieu 18: 153-174.

— 1967. *Molluskenembryologie und allgemeine Entwicklungsgeschichte.* Verh. naturf. Ges. Basel 78: 283-307.

— 1970*a*. *Umwegige Entwicklung.* Naturw. Rdsch. 23 (8): 352-360.

— 1970*b*. *Die Entwicklungtypen der Mollusken, eine vergleichend-embryologische Studie.* Z. wiss. Zool. (im Druck).

— und A. PORTMANN, 1968. *Zur Morphogenese der Verdauungsorgane und der Larvalorgane von Fusus (Gastropoda, Prosobranchia).* Rev. suisse zool. 75: 833-882.

FOL, H. 1879/1880. *Etudes sur le développement des Mollusques. Troisième mémoire : Sur le développement des Gastéropodes pulmonés.* Arch. Zool. exp. gén. 8: 103-222.

FRASER, L. A. 1946. *The embryology of the reproductive tract of Limnaea stagnalis.* Trans. Am. microsc. Soc. 65: 279-298.

FRÖSCH, D. 1971. *Quantitative Untersuchungen am Zentralnervensystem des Schlüpfstadien von zehn mediterranen Cephalopodenarten.* Rev. suisse Zool. 78: 1069-1122.

GEGENBAUR, C. 1851. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Landgastropoden.* Z. wiss. Zool. 3: 371-415.

GEIGY, R. und A. PORTMANN. 1941. *Versuch einer morphologischen Ordnung der tierischen Entwicklungsgänge.* Naturwissenschaften 29: 734-743.

GHOSE, K. Ch. 1962*a*. *The cleavage, gastrulation and germ layer formation in the giant land snail Achatina fulica.* Proc. Zool. Soc. Bengal Calcutta 15: 47-55.

— 1962*b*. *Origin and development of the digestive system of the giant land snail Achatina fulica Bowdich.* Proc. R. Soc. Edinb. B 68: 186-207.

— 1963*a*. *Embryogenesis and larval organs of the giant land snail Achatina fulica Bowdich.* Proc. R. Soc. Edinb. B 69: 237-260.

— 1963*b*. *Morphogenesis of the pericardium and heart, kidney and ureter, and gonad and gonoduct in the giant land snail Achatina fulica Bowdich.* Proc. Zool. Soc. Bengal, 16, 201-214.

Glücksmann, A. 1965. *Cell death in normal development.* Arch. Biol. 76: 413-432.

Henchmann, A. P. 1890. *The origin and development of the central nervous system of Limax maximus.* Bull, Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., 20.

Hoffmann, H. 1932. *Über die Radulabildung bei Limnaea stagnalis.* Jena Z. Naturw. 67: 535-550.

Holmes, S. J. 1900. *The early development of Planorbis.* J. Morph. 16, 369-448.

Horstmann, H. J. 1958. *Sauerstoffverbrauch und Trockengewicht der Embryonen von Limnaea stagnalis L.* Z. Vergl. Physiol. 41: 390-404.

Jourdain, M. 1884. *Sur le développement du tube digestif des Limaciens.* C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris 98: 1553-1558.

Jura, C. and J. C. George. 1958. *Observations on the jelly mass of the eggs of three molluscs, Succinea putris, Limnaea stagnalis and Planorbis corneus with special reference to metachromasia.* Proc. K. ned. Akad. Wet. 61 C: 590-594.

Karsch, A. F. 1846. *Die Entwicklungsgeschichte des Limnaeus stagnalis, ovatus und palustris, nach eigenen Befunden dargestellt.* Arch. Naturgesch. 12: 236-276.

Klotz, J. 1889. *Entwicklungsgeschichte und Anatomie des Geschlechtsapparates von Limnaea.* Jena Z. Naturw. 23: 1-40.

Kopsch, F. 1949. *Beobachtungen und Erfahrungen beim Züchten des Limnaeus stagnalis.* Anat. Anz. 97: 145-151.

Lankester, E. R. 1874. *Observations on the development of the pond-snail Limnaea stagnalis and on the early stages of other mollusca.* Q. J. microsc. Sci. 14: 365-391.

Laramberrue, M. de. 1957. *Quelques aspects de la métamorphose chez les Gastéropodes.* Act. Soc. Linn. Bordeaux. 97: 1—11.

Lereboullet, A. 1862. *Embryologie du limnée des étangs (Limnaea stagnalis Lam.).* Ann. Sci. nat. 4. Zool. 18: 87—211.

Mazzarelli, G. 1892. *Bemerkungen über die Analniere der freilebenden Larven der Opisthobranchier.* Biol. Zbl. 18: 767-773.

Meisenheimer, J. 1896. *Entwicklungsgeschichte von Limax maximus L. I. Furchung und Keimblätterbildung.* Z. wiss. Zool. 62: 415-468.

— 1898. *Entwicklungsgeschichte von Limax maximus L. II. Die Larvenperiode.* Z. wiss. Zool. 63: 573-664.

— 1899. *Zur Morphologie der Urniere der Pulmonaten.* Z. wiss. Zool. 65: 709-724.

— 1901. *Die Entwicklung von Herz, Perikard, Niere und Genitalzellen bei Cyclas im Verhältnis zu den übrigen Mollusken.* Z. wiss. Zool. 69: 418-428.

Meisenheimer, J. 1912. *Die Weinbergschnecke.* Leipzig.

Minganti, A. 1950. *Acidi nucleici e fosfatasi nello sviluppo della Limnaea.* Riv. Biol. 42: 295-317.

Nauck, E. T. 1931. *Über umwegige Entwicklung.* Morph. Jb. 66: 65-195.

Nekrassow, A. D. 1928. *Vergleichende Morphologie der Laiche von Süsswassergastropoden.* Z. Morph. Ökol. Tiere 13: 1-35.

Nourry, M. 1899. *Observations embryologique de la Limnaea stagnalis.* C. r. Ass. fr. Avanc. Sci. Sess. Nantes, 27: 497-508.

Rabl, C. 1875. *Die Ontogenie der Süsswasserpulmonaten.* Jena Z. Naturw. 9: 195-240.

Ranjah, A. R. 1942. *The embryology of the Indian apple-snail Pila globosa (Swainson), Mollusca, Gastropoda.* Rec. Indian Mus. 44: 217-322.

RAVEN, Chr. P. 1946*a*. *The development of the egg of Limnaea stagnalis from oviposition till first cleavage*. Arch. néerl. Zool. 7: 91-121.

— 1946*b*. *The development of the egg of Limnaea stagnalis from the first cleavage till the trochophore stage with special reference to its chemical embryology*. Arch. néerl. Zool. 7: 353-434.

— 1958. *Morphogenesis : The analysis of molluscan development*. London.

— 1961. *Oogenesis : The storage of developmental information*. London.

— and U. P. Van der WAL. 1964. *Analysis of the formation of the animal pole plasm in the eggs of Limnaea stagnalis*. J. Embryol. exp. Morph. 12 (1): 123-139.

RÉGONDAUD, J. 1961*a*. *Développement de la cavité pulmonaire et de la cavité palléale chez Limnaea stagnalis L. (Mollusque, Gastéropode)*. C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris 252: 179-181.

— 1961*b*. *Formation du système nerveux et torsion chez Limnaea stagnalis (Mollusque, Gastéropode)*. C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris 252: 1203-1205.

— 1964. *Origine embryonnaire de la cavité pulmonaire de Limnaea stagnalis L. considérations particulières sur la morphogenèse de la commissure viscérale*. Bull. biol. Fr. Belg. 98: 433-471.

ROSENBAUM, R. and B. DITZION. 1963. *Enzymic histochemistry of granular components in digestive gland cells of the Roman snail Helix pomatia*. Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, 124: 211-224.

SCHMIDT, F. 1895. *Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Stylommatophoren*. Zool. Jb. (Anat.) 8: 318-341.

SUMNER, A. T. 1965. *The cytology and histochemistry of the digestive gland cells of Helix*. Q. J. Sci. 106: 173-192.

TIMMERMANS, L. P. M. 1969. *Studies on shell formation in molluscs*. Neth. J. Zool., 19; 417-523.

UBBELS, G. A. 1968. *A cytochemical study of oogenesis in the pond snail Limnaea stagnalis*. Diss. Utrecht („Bronder-Offset"), Rotterdam.

— J. J. BEZEM and Chr. P. RAVEN. 1969. *Analysis of follicle cell patterns in dextral and sinistral Limnaea peregra*. J. Embryol. exp. Morph. 21, 3: 445-466.

VAN BENEDEN, P. J. et A. WINDISCHMANN. 1841: *Recherches sur l'embryogénie des limaces*. Müller's Arch. f. Anat. u. Physiol. 176-195.

VAN DER STEEN, W. J., H. VAN DER MOVEN und G. JAGER. 1969. *A method for breeding and studing freshwater snails under continuous water change, with some remarks on growth and reproduction in Limnaea stagnalis*. Neth. J. Zool. 19: 131-139.

VERDONK, N. H. 1965. *Morphogenesis of the head region in Limnaea stagnalis L.* Diss. Utrecht („Thoben Offset"), Nijmegen.

WEISS, M. 1968. *Zur embryonalen und postembryonalen Entwicklung des Mitteldarms bei Limaciden und Arioniden. (Gastropoda, Pulmonata)*. Rev. suisse Zool. 75: 157-226.

WIERZEJSKI, A. 1905. *Embryologie von Physa frontalis L.* Z. wiss. Zool. 83: 502-706.

WINSOR, A. and J. WINSOR. 1932. *Polyvitelline eggs and double monsters in the pond snail Limnaea stagnalis L. columella say*. Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, 63: 400-404.

WOLFSON, W. 1880. *Die embryonale Entwicklung des Limnaeus stagnalis*. Bull. Acad. imp. Sci. St. Petersbourg 26: 79-97.

J. VERZEICHNIS DER ABKÜRZUNGEN IN DEN ABBILDUNGEN

Al	Atemloch
An	Anus
At	Atrium
Au	Auge
BG	Buccalganglion
CG	Cerebralganglion
CK	Cerebralkommissur
DE	Dottereinschluss
kz Dpl	kleinzellige Darmplatte
Ed	Enddarm
EKS	Eiklarsack
l EKS	linker Eiklarsack
r EKS	rechter Eiklarsack
EKS—Lu	Eiklarsacklumen
EKS—LuR/L	Eiklarsacklumen rechtes/linkes
EKT	Eiklartröpfchen
EKZ	Eiklarzelle
EKZ—K	Eiklarzellkern
EKV	Eiklarvakuole
EpOe	Epithel des Oesophags
F	Fuss
pFR	prospektive Fussregion
GLu	Gastrallumen
aG	apikale Granula
bG	basale Granula
H	Herz
Kr	Kropf
K—Z	Kalkzelle
Lh	Lungenhöhle
Ma	Magen
MaEp	Magenepithel
Ma—H	Magenhöhle
MaWa	Magenwand
Mes	Mesoderm
Mh	Mantelhöhle
Ml	Mundlappen
MuMa	Muskelmagen
MuMa—Z	Muskelmagenzellen
gMaÖ	grosse Magenöffnung
kMaÖ	kleine Magenöffnung
gMe	grossflächiges Mitteldarmdrüsenepithel
kMe	kleinflächiges Mitteldarmdrüsenepithel
N	definitive Niere
NA	Nierenanlage
NuZe	Nuchalzellen
Os	Osphradium
dO	dorsale Oeffnung
vO	ventrale Oeffnung
PaG	Parietalganglion
Pe	Pericard
PG	Pedalganglion
Pl	Zellplasma
PlG	Pleuralganglion
R	Radula
RP	Renopericardialer—Gang
S	Schale
Sdr	Schalendrüse
SJ	Schaleninvagination
Spdr	Speicheldrüse
Sr	Schalenretraktor
SR—Z	Sekretions—Resorptions—Zelle (SR—Zelle)
Stc	Statocyste
Sto	Stomodäum
Te	Tentakel
UN	Urniere
UNR	Urnierenrest
Ve	Velum
VG	Visceralganglion
VQ	ventrale Querrinne
Vt	Ventrikel
VZ	Vakuolenzellen
kV	kleine Vakuole
ZMa	Zylinderepithel des Magens